Untersuchungen über die Lichtlage der Laubblätter.

I. Orientierende Versuche über das Zustandekommen der Lichtlage monokotyler Blätter

von

Dr. K. Linsbauer.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 4. Februar 1904.)

Einleitung.

Obgleich das Problem der Orientierungsbewegungen der Blätter bereits vielfach und vielseitig erörtert wurde, kann es doch keineswegs als gelöst betrachtet werden, was schon daraus erhellt, daß die herrschenden Anschauungen über das Zustandekommen der Lage der Blätter gegenüber dem Lichte dieselben Gegensätze erkennen lassen, welche bereits vor drei Dezennien hervortraten, als man sich mit dieser Frage eingehender zu beschäftigen begann, wenngleich sich in neuester Zeit die Stimmen zu Gunsten der Frank'schen Theorie zu mehren scheinen.

Der Kernpunkt des Problems liegt in der Beantwortung der Frage: Beruht die Annahme der fixen Lichtlage der Blätter, worunter wir mit Wiesner die bestimmte Orientierung derselben gegenüber der Richtung des einfallenden Lichtes verstehen, auf einer Kombinationswirkung mehrerer orientierend wirkender Ursachen oder ist sie vielmehr das ausschließliche Ergebnis des Transversalheliotropismus, genauer gesagt, einer »spezifischen

Organisation« der Blätter, derzufolge sie sich im Gleichgewichte befinden, wenn ihre Lamina einen bestimmten Winkel mit den einfallenden Lichtstrahlen bildet?

In ähnlicher Weise wurde die Frage zumeist und, wie ich glaube, mit Recht formuliert. Nur Krabbe (VI, p. 214) vertritt einen etwas abweichenden Standpunkt. Er sieht in der Lichtstellung der Laubblätter in jedem Falle eine Kombinationswirkung, da nicht anzunehmen ist, »daß bei der von Frank vorausgesetzten besonderen Wirkungsweise des Lichts die übrigen Richtkräfte wie Epinastie und Schwere, außer Wirkung treten; ....es fragt sich nur, ob in dieser Kombination außer dem Licht auch den übrigen Kräften ein maßgebender Einfluß auf die Blattbewegungen zukommt oder ob dieselben gegenüber der Wirkung des Lichtes zu vernachlässigen sind. Wie dem auch sein mag, eine Gleichgewichtslage zwischen den einzelnen Kräften bleibt die Lichtstellung in allen Fällen«.

Im wesentlichen tritt auch in dieser Fassung der bereits oben dargelegte Gegensatz zu Tage; denn wenn eine Kraft — in unserem Falle das Licht — einen so maßgebenden Einfluß auf die Blattlage ausübt, daß die übrigen orientierenden Ursachen vernachlässigt werden können, handelt es sich im Grunde doch um keine Kombinationswirkung. Hingegen muß betont werden, daß die Existenz des Transversalheliotropismus noch nicht widerlegt ist, falls man sich für die Annahme entscheidet, daß die Lichtlage das Resultat des Zusammenwirkens mehrerer Kräfte ist, da der Transversalheliotropismus immerhin eine Komponente, wenn auch nicht die allein ausschlaggebende sein könnte.

Ich halte es nicht für überflüssig, an dieser Stelle einen kurzen orientierenden Überblick über die Entwicklung und den heutigen Stand unserer Frage zu geben, da ich beabsichtige, der vorliegenden Untersuchung, welche in mehrfacher Hinsicht nur den Charakter einer Vorarbeit an sich trägt, weitere Untersuchungen über diesen Gegenstand folgen zu lassen und ich schon von vornherein genötigt bin, zu gewissen theoretischen Anschauungen und zur Auffassung verschiedener Termini Stellung zu nehmen. Hier sollen zunächst die Anschauungen über das Zustandekommen der Lichtlage referiert werden,

soweit dazu nicht Torsionen erforderlich sind, da ich auf letztere in einem späteren Kapitel zu sprechen kommen werde.

Frank verstand unter Transversalheliotropismus eine durch das Licht verursachte Wachstumsbewegung, deren Ziel diejenige Stellung ist, in welcher »ein bestimmter transversaler Durchmesser des Organs« mit der Richtung, in welcher das Licht wirkt, zusammenfällt. Infolge dieser Bewegung stellen sich die Blätter senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes (IV, p. 77).

Wiesner (XVIII, II. T., p. 41) präzisierte auf Grund eingehender Beobachtungen die Lage der Blätter zum Lichte noch genauer, indem er zeigen konnte, daß sich die Blätter in der Regel senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes stellen. In gewissen Fällen kann jedoch auch eine Orientierung der Lamina schräg zur Einfallsrichtung des Lichtes zu stande kommen, ein Verhältnis, welches er als »ungünstige fixe Lichtlage«[1] bezeichnete (XVIII, II. T., p. 45).

Darwin erkannte gleichfalls, daß sich die Blätter nicht immer senkrecht zur Einfallsrichtung des Lichtes stellen, mit anderen Worten, daß durch die Annahme eines Transversalheliotropismus jene Fälle nicht erklärt werden, in welchen kräftig insolierte Blätter »ihre Ränder dem Lichte aussetzen« (I, p. 379). Das Zustandekommen dieser Blattlage führte er infolgedessen auf eine andere Richtungsursache, den »Paraheliotropismus« zurück, während er dementsprechend den Frank'schen Terminus durch den Begriff »Diaheliotropismus« ersetzte. Erst Fr. Darwin (II) suchte die Berechtigung der Annahme eines Transversalheliotropismus auf experimentellem Wege mit Zuhilfenahme des Klinostaten zu begründen.[2]

Zu wesentlich demselben Standpunkte gelangten später Vöchting und Krabbe, welchen eine Reihe wichtiger Aufschlüsse über die Orientierungsbewegungen der Blätter zu danken sind.

---

1 Wiesner zeigte später, daß eine solche Lichtlage an »aphotometrischen« und »panphotometrischen« Blättern einzutreten pflegt, während sich »euphotometrische« Blätter stets genau normal zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes des dem Blatte zu Gebote stehenden Lichtareals orientieren (XX).

2 Die Originalarbeit Fr. Darwin's war mir leider unzugänglich.

Vöchting (XVI) kam auf Grund seiner Versuche mit Malvaceen, deren Blätter durch den Besitz von Blattgelenken ausgezeichnet sind, zu der Anschauung, daß die Stellung der Blattlamina allein durch das Licht bedingt wird. Der Blattfläche soll überdies ein Transversalgeotropismus oder wie ihn Vöchting nennt, Horizontalgeotropismus zukommen, der aber anscheinend während des täglichen Beleuchtungswechsels nicht zur Geltung kommt. Ganz abweichend hievon verhält sich der Blattstiel, dessen Lage hauptsächlich durch negativen Geotropismus und Epinastie zu stande kommt, wobei letztere durch intensive Beleuchtung noch verstärkt werden kann. Das Blattgewicht hat auf die Stellung der Blätter von Malvaceen und wohl auch vieler anderer Gewächse keinen Einfluß; hingegen dürften verschiedene »innere« Bedingungen, z. B. Rektipetalität, die Lage des Blattes beeinflussen. Besonders verdient die Tatsache hervorgehoben zu werden, daß bei den Malvaceen zwischen Blattlamina, Gelenk und Stiel »innere Wechselbeziehungen« bestehen, insofern als die zur Lichtstellung der Spreite erforderlichen Bewegungen des Gelenkes und des Blattstiels von der Lamina bestimmt und reguliert werden.

Krabbe (VI) entscheidet sich im allgemeinen gleichfalls für die Annahme einer besonderen heliotropischen Eigenschaft der Blätter, welche deren Lichtstellung bedingt. Ich will hier nicht von dem Versuche Krabbe's sprechen, die Notwendigkeit dieser Anschauung gewissermaßen mathematisch zu begründen, da mir die Berechtigung einer auf willkürlichen Annahmen aufgebauten Beweisführung von vornherein zweifelhaft erscheint. Um so mehr Interesse beansprucht der experimentelle Teil vorliegender Untersuchung. Krabbe fand bei sämtlichen untersuchten Blättern, daß die Bewegungen, welche zur fixen Lichtlage führen, ausschließlich in der oberen Blattstielregion ausgeführt werden, wenngleich die Epinastie, wie es vielfach der Fall ist, auf die untere Blattstielregion beschränkt ist. Stets ist es aber das Licht, »welches die Blätter in eine bestimmte Lage zum Lichte bringt und sie in dieser festhält«. Allerdings muß Krabbe zugeben, daß die Lichtlage der im oberen Blattstielteile stark epinastischen Blätter bei Ausschluß einseitiger

Gravitationswirkung »gewissermaßen einen anderen Charakter« annimmt. »Das (vordere) Blatt geht infolge der epinastischen Krümmung nicht selten über die fixe Lichtlage hinaus; und wenn dasselbe durch das Licht auch wiederum gehoben wird, so ist das letztere doch selten im stande, die epinastische Krümmung des oberen Stielteiles und der Blattfläche vollständig auszugleichen« (p. 247). Das heißt offenbar, am Zustandekommen der fixen Lichtlage dieser Blätter haben — normale Verhältnisse vorausgesetzt — auch Epinastie und negativer Geotropismus Anteil. Trotzdem erklärt der Autor, daß die Bewegungen, welche zur fixen Lichtlage führen, sich »unter der völligen Herrschaft des Lichtes« abspielen, sobald sie sich in einer Ebene vollziehen. Nur wenn zur Gewinnung der fixen Lichtlage Torsionen erforderlich sind, muß auch die Hilfe von Epinastie und negativem Geotropismus in Anspruch genommen werden. In diesen Fällen ist aber die eigentliche Lichtlage, worunter »das Aufhören der Bewegung in einem bestimmten Moment« verstanden wird, wiederum eine besondere Wirkung des Lichtes.

Es muß übrigens betont werden, daß sich Krabbe nur dann berechtigt hält, von einer Kombinationswirkung mehrerer Faktoren zu sprechen, wenn die Angriffspunkte der einzelnen Komponenten in derselben Blattregion liegen. Ich glaube, daß zu einer solchen Einschränkung des Begriffes kein zwingender Grund vorliegt. Ich werde vielmehr immer dann von einer Kombinationswirkung sprechen, sobald eine bestimmte Organlage nur dadurch zu stande kommt, daß auf dasselbe mehrere Bewegungsursachen einwirken, gleichgiltig, ob sie an verschiedenen Organteilen oder sogar zeitlich getrennt zur Wirksamkeit kommen. Im Gegensatze zu den Resultaten, welche Vöchting mit Malvaceen erzielte, konstatierte Krabbe, daß bei *Phaseolus* die Bewegungen des Blattstiels ganz unabhängig von der Spreite vor sich gehen. Ebenso fand Rothert (XI, p. 121) an den Primärblättern von *Tropaeolum*, daß »die Beleuchtung der Lamina ohne Einfluß auf die Krümmung des Stiels« ist.

Auch Oltmanns (IX, p. 257) führt die verschiedenen Lagen der Blätter auf ausschließliche Wirkung des Lichtes

zurück. Geotropismus, Epinastie etc. vermögen zwar unverkennbar die Bewegungen, welche zur fixen Lichtlage führen, zu beeinflussen, eventuell zu unterstützen; »das Endresultat, kurz gesagt den Einfallswinkel« vermögen sie nicht zu alterieren. Über die Lichtwirkung selbst äußert sich der Autor an einer anderen Stelle seiner bekannten Arbeit (p. 251) folgendermaßen: »Nachdem ich gezeigt habe, daß alle[1] dorsiventralen Organe bei hohen Intensitäten Profil-, bei schwachen Flächenstellung und bei mittleren schräge Lagen einnehmen, daß also alle Blätter etc. jederzeit sowohl diaheliotropisch als auch paraheliotropisch sind, erscheint es zweckmäßig, eine neue Bezeichnung einzuführen. Ich möchte das Wort Plagiophototrophie einführen und damit die Tatsache zum Ausdrucke bringen, daß alle dorsiventralen Organe eine besondere Lage zum Lichte einnehmen. . . . . .« Der Begriff der Plagiophototrophie soll jedoch, wie aus den späteren Ausführungen des Verfassers hervorgeht (l. c. p. 257), mehr als ein tatsächliches Stellungsverhältnis der Blätter zum Lichte bezeichnen, er ist der Ausdruck der »spezifischen Fähigkeit« der Blätter, »sich in eine bestimmte Lage zum Lichte zu versetzen und in dieser zu verharren . . . . .«.

Um die Wirkungsweise dieser »Plagiophototrophie« kennen zu lernen, ist es nötig, die Beispiele, auf welche sich Oltmanns stützt, näher ins Auge zu fassen. Er beobachtete vor allem, daß der Winkel, welchen die Blättchen von *Robinia* und *Phaseolus* sowie die Blätter von *Tropaeolum*[2] mit der Einfallsrichtung des Lichtes einschließen, mit zunehmender Lichtintensität verkleinert wird, eine Erscheinung, welche als »ganz allgemeine Eigenschaft dorsiventraler Organe überhaupt« hingestellt wird. Der Verfasser rechnet nicht allein diejenigen Fälle hieher, bei welchen die Profilstellung durch eine Krümmungsbewegung der Blätter in ihrer Medianebene, sei es mit oder

[1] Die Verallgemeinerung dieser Versuchsergebnisse auf alle dorsiventralen Organe scheint mir doch zu weit zu gehen.

[2] Bei *Tropaeolum* gelang es Oltmanns zwar nicht, volle Profilstellung zu erhalten, doch »könnte man die Intensität des Lichtes hinaufschrauben, so würde man, daran ist nicht zu zweifeln, volle Profilstellung erzielen«.

ohne Gelenk, erzielt wird, sondern auch die Kompaßpflanzen. welche unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen durch Torsion in die Profilstellung übergehen können. Ferner sind verschiedene Erscheinungen hieher zu zählen, auf welche bereits Wiesner (XXI) und Stahl aufmerksam gemacht hatten, wie Faltung der Blätter im Medianus, Anschmiegen der Blättchen von *Calluna* an den Stamm bei starker Insolation etc. Eine Erklärung, wie es denkbar ist, daß so verschiedenartige Bewegungserscheinungen, Krümmungen, Torsionen und Faltungen der Blätter, auf die Wirkung der postulierten Plagiophototrophie allein zurückgeführt werden können, hat Oltmanns nicht versucht.

Wenngleich jedoch die Berechtigung des Terminus Plagiophototrophie im Sinne einer spezifischen Lichtempfindlichkeit der dorsiventralen Blätter, wie ich glaube, angezweifelt werden kann, weshalb ich mich desselben in vorliegender Arbeit nicht bedienen werde, so bestätigen jedenfalls Oltmanns' einschlägige Versuche den entscheidenden Einfluß des Lichtes auf die Orientierungsbewegungen der Blätter.

Schwendener und Krabbe (XIV, p. 337 f.) sprechen sich gleichfalls gegen die Annahme einer Kombinationswirkung verschiedener Richtkräfte zur Erklärung der Lichtlage aus, da in den Versuchen von Fr. Darwin, Vöchting und Krabbe die Lichtlage auch auf dem Klinostaten eintrat. Es ist übrigens zu betonen, daß Fälle, in welchen die Lichtlage ohne Beteiligung von Epinastie und Schwerkraft angenommen wird, nicht ohneweiters als Beweise für die Existenz des Transversalheliotropismus herangezogen werden können, da die Lichtstellung der Blätter in diesen Fällen auf einer kombinierten Wirkung der Photonastie mit positivem oder negativem Heliotropismus oder mit spontanen Nutationen beruhen könnte.

Ehe ich die Anschauungen derjenigen Physiologen auseinandersetze, welche sich gegen die Frank'sche Erklärung der Blattlage entschieden, muß ich eines Vorwurfes gedenken, welcher gegen die Anhänger dieser Richtung erhoben wurde. Es wurde nämlich hervorgehoben, daß dieselben nur einzelne Bewegungsursachen der Blätter aufzeigten und die Behauptung aufstellten, daß die Kombination derselben zur Lichtstellung

führe, ohne zu erklären, wie dieses Zusammenwirken sowie die Tatsache zu verstehen sei, daß die Gleichgewichtsstellung der jeweiligen günstigsten Lichtlage entspricht.

Wenngleich ein solcher strikter Beweis nicht erbracht wurde, so ist die genannte Anschauung doch von vornherein nicht abzulehnen. Der verlangte Beweis kann solange nicht geführt werden, als wir, wie bereits de Vries hervorhob, die als tätig angenommenen Kräfte nur ihrer Qualität und nicht auch ihrer Quantität nach erkennen. Dazu kommt, daß wir in den meisten Fällen nicht wissen, ob und inwieweit ein Korrelationsverhältnis zwischen den verschiedenen Reizeffekten besteht. Trotzdem müssen wir uns zur Annahme einer Kombinationswirkung verschiedener Kräfte entschließen, sobald die Lichtlage bei Ausschaltung eines oder mehrerer orientierend wirkender Faktoren nicht mehr in derselben Weise zu stande kommt wie bei der Wirksamkeit aller in Betracht kommenden Kräfte.

Gegen die Frank'sche Lehre erhob bekanntlich zuerst de Vries (XVII) energische Einsprache. Die Richtung bilateralsymmetrischer Organe ist nach seiner Auffassung bestimmt durch innere und äußere Ursachen. Jene äußern sich in einem verstärkten Längenwachstum der Organoberseite (Epinastie) — der gewöhnliche Fall bei sich entfaltenden Blättern — oder der Organunterseite (Hyponastie). Von den äußeren Ursachen kommen Schwerkraft und Licht in Betracht. Die erstere kommt in Form von negativem Geotropismus oder von Lastwirkung zur Geltung. Diese übt jedoch ebenso wie der positive Heliotropismus, der übrigens an Blättern oft nicht zu beobachten ist, auf die Richtung der Pflanzenteile nur eine geringe Wirkung aus.

Hatte Frank die Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen der Blattlage zu hoch angeschlagen, so unterschätzte de Vries diesen jedenfalls bedeutsamen Faktor, worauf bereits Wiesner (XIX, p. 110) mit gutem Rechte hinwies. Dieser Forscher räumt dem Lichte unter allen Richtungsursachen eine entscheidende Stellung ein. Die Lichtlage der Blätter beruht nach dessen Auffassung (XVIII, II. T., p. 50 ff.) auf einem Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und negativem

Geotropismus. Wie aber so häufig anscheinend einfache vitale Vorgänge bei näherer Analyse auf ein Ineinandergreifen komplizierter Prozesse zurückgeführt werden müssen, so denkt sich Wiesner auch die Annahme der fixen Lichtlage als einen verwickelten Bewegungskomplex. Neben den bereits genannten Bewegungsursachen wirken auch positiver Heliotropismus (der Blattunterseite) und Eigengewicht, zumeist allerdings in untergeordneter Weise an der Blattorientierung mit. Dem Lichte fällt überdies neben der heliotropischen noch eine andere Wirkung zu; es verstärkt die Biegungsfestigkeit der beleuchteten Seite — zumeist der Oberseite — und bewirkt dadurch ein Verharren des Blattes in der günstigsten Lichtstellung (XXII).

Sachs (XII) schließt sich enge an die Beobachtungen von de Vries an. Seine Auffassung bedeutet aber insofern einen wesentlichen Fortschritt, als er der Bedeutung des Lichtes Rechnung trug. Er konstatierte in gewissen Fällen die Abhängigkeit der Epinastie vom Lichte und führte infolgedessen die Lage dorsiventraler Organe, zunächst des Marchantia-Thallus, auf das Zusammenwirken von negativem Geotropismus, positivem Heliotropismus der Unterseite und Epinastie zurück, welch letztere in diesem Falle auf der Wirkung des Lichtes beruht.

Die Stellung, welche Pfeffer (X, p. 292) in dieser Frage einnimmt, ergibt sich wohl am klarsten aus folgender Stelle seines Handbuches: »Tatsächlich dürften in dorsiventralen Organen, deren Stellung auch von der Empfindlichkeit gegen Licht abhängig, Heliotropismus und Photonastie zumeist, vermutlich aber in einem spezifisch ungleichen Grade zusammenwirken. Tiefere Einsicht gestatten die bisherigen Erfahrungen noch nicht, indes reichen sie aus, um zu zeigen, daß . . . . viele Blätter u. s. w. heliotropisch empfindlich sind, jedoch auch Photonastie . . . . . mitwirkt, um die Fläche plagiotroper Organe in einen für Beleuchtung günstigen Winkel gegen das einfallende Licht zu stellen.«[1]

[1] Aus dieser und anderen Stellen erhellt auch, wie ich glaube, daß Pfeffer nicht ohneweiters als »Verteidiger des Frank'schen Transversalheliotropismus« hingestellt werden kann (siehe Vöchting), wenngleich er diesen Terminus unter gewissen Umständen als vorteilhaft akzeptiert.

Ich begnüge mich, an dieser Stelle die verschiedenen Ansichten über das Zustandekommen der fixen Lichtlage in Kürze skizziert zu haben, da ich auf die Untersuchungen, welche einzelne Orientierungsbewegungen zum Gegenstande haben, in den diesen gewidmeten Abschnitten näher eingehen werde. Daß man trotz eingehender experimenteller Studien zu so widerspruchsvollen Resultaten gelangte, mag zum Teile auf zwei Ursachen zurückzuführen sein. Einerseits operierten die verschiedenen Forscher nicht immer mit denselben Pflanzen, verallgemeinerten vielmehr häufig die an einigen Objekten gewonnenen Resultate; andrerseits wählte man aus naheliegenden Gründen mit Vorliebe solche Pflanzen zu den Versuchen aus, welche die fixe Lichtlage möglichst deutlich und rasch einnehmen, welchen Forderungen besonders gestielte, womöglich durch den Besitz von Gelenken ausgezeichnete Dikotylenblätter am besten entsprachen. Die Lichtlage nicht gestielter Blätter der Mono- und Dikotylen hingegen wurde nur in ganz vereinzelten Fällen eingehender untersucht. Und doch ist es nicht unwahrscheinlich, daß gerade an diesen, durch eine wenig vorgeschrittene Arbeitsteilung charakterisierten Blättern die Bewegungen, welche zur Annahme der fixen Lichtlage führen, leichter und sicherer analysiert werden können als bei hoch differenzierten Blättern, bei welchen auf die Bewegungen der Spreite, des Blattstiels und der Gelenke eventuell auch auf eine korrelative Einwirkung der Blatteile aufeinander Rücksicht genommen werden muß.

Es war daher ein naheliegender Gedanke, das Verhalten der einfacheren Typen der monokotylen Blätter genauer zu untersuchen. Mein Ziel bestand einstweilen vornehmlich darin, die Wirksamkeit der einzelnen dabei in Betracht kommenden Orientierungsursachen zu erkennen und die Annahme der diesen Blättern eigentümlichen Lichtlage so weit als möglich aufzuklären. Dabei handelte es sich wieder zunächst um die Frage, ob den genannten Blättern transversalheliotropische Eigenschaften zuzuschreiben sind, wie dies von Seite Frank's geschah. Ein tieferes Eindringen in das Wesen der einzelnen Bewegungsursachen lag zunächst nicht im Plane dieser Untersuchung, die nur als Vorarbeit beurteilt sein will. Hingegen

unterließ ich es nicht, auf einzelne besonders wichtige Detailfragen, welche sich im Laufe der Untersuchung ergaben, hinzuweisen. Sie werden zum Gegenstande spezieller Beobachtungen gemacht werden.

Als Versuchspflanzen benützte ich einige Monokotyle mit radiär oder isolateral gebauten Blättern, hauptsächlich jedoch solche mit grundständigen, ungestielten, bandförmigen Blättern (Flachblättern) von isolateralem oder dorsiventralem Baue, wie sie so häufig bei Liliaceen und Amaryllideen angetroffen werden.[1] Meine Versuche wurden in der Zeit von Dezember 1902 bis Ende Juni 1903 durchgeführt. Ich hatte mich dabei vielfach des bewährten Rates meines hochgeschätzten Lehrers Herrn Hofrates J. Wiesner zu erfreuen, welcher meine Versuche mit stetem Interesse verfolgte und mir hiezu die reichen Mittel seines Institutes in zuvorkommendster Weise zur Verfügung stellte, wofür ich an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausspreche.

Heliotropismus.

Den Blättern wurde von verschiedenen Autoren positiver, negativer und Transversal- (Dia-) Heliotropismus zugeschrieben. In diesem Abschnitte soll nur von den beiden erstgenannten Reaktionsformen die Rede sein.

Was zunächst den positiven Heliotropismus der Blätter betrifft, so wurde er von einer Reihe von Forschern (Sachs, Hofmeister, Vries, Wiesner u. a.) an zahlreichen Blättern experimentell festgestellt. Hingegen ist die Frage, ob er beim Zustandekommen der fixen Lichtlage eine Rolle spielt und worin diese eventuell besteht, nicht völlig sichergestellt. Die meisten Autoren halten ihn für viel zu gering, als daß ihm in dieser Hinsicht eine nennenswerte Bedeutung zufallen sollte. De Vries konnte ihn an vielen Blättern überhaupt nicht nachweisen, fand ihn aber sonst so unbedeutend, daß er die Epinastie nicht zu überwinden vermag. Sachs hält ihn gleichfalls im

[1] Gramineen, die bezüglich ihres heliotropischen Verhaltens eine teilweise Bearbeitung durch Rothert erfahren haben, schloß ich von meinen Versuchen aus, da Untersuchungen hierüber demnächst von W. Figdor veröffentlicht werden sollen.

allgemeinen für gering und schreibt nur den Monokotylen einen stärkeren Heliotropismus zu. Wiesner führte hingegen den Nachweis, daß der Effekt des positiven Heliotropismus unter gewissen Bedingungen sowohl bei sitzenden als auch bei gestielten Blättern beträchtliche Werte erreichen kann. Dies ist der Fall zur Zeit des stärksten negativen Heliotropismus sowie an etiolierten Blättern. Wiesner betrachtet speziell die Blattunterseite als positiv heliotropisch. Der positive Heliotropismus besitzt insoferne eine Bedeutung für die Gewinnung der fixen Lichtlage, als er bei geringer Lichtintensität den negativen Geotropismus bei der Aufrichtung der Blätter unterstützt. Im allgemeinen fällt ihm aber auch nach Wiesner keine wesentliche Aufgabe zu. Der genannte Forscher äußert sich hierüber, indem er seine Anschauungen über das Zustandekommen der Blattlage zusammenfaßt: »In erster Linie ist es das Entgegenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus, welches die fixe Lichtlage bedingt. Das Gewicht des Blattes und der positive Heliotropismus spielen dabei nur eine untergeordnete Rolle (XVIII, II. T., p. 58).

Daß gewisse Blätter sehr energische heliotropische Krümmungen ausführen können, lehren auch die Versuche Rothert's (XI) mit Gramineenkotyledonen und *Allium*-Blättern. Auf die letztgenannten Experimente werde ich an anderer Stelle zurückkommen. Die Beobachtungen über heliotropische Krümmungen von Blattstielen will ich jedoch ganz übergehen, da ich nur mit ungestielten Blättern operierte.

Ich habe hier noch eines besonderen Falles heliotropischer Blattkrümmungen zu gedenken, welchen, abgesehen von einer gelegentlichen Beobachtung Sachs' bei *Fritillaria imperialis* (XIII, p. 746), zuerst Wiesner eingehender untersuchte (XVIII, II. T., p. 48; XX). Er machte auf eine Reihe von Fällen aufmerksam, in welchen sich Blätter unter dem Einflusse einseitig einfallenden Lichtes sichelförmig der Lichtquelle zuwenden. Sie nehmen gegenüber dem Oberlichte stets die fixe Lichtlage an, während sie vom Vorderlichte derart heliotropisch beeinflußt werden, daß ihr beleuchteter Rand konkav, ihr Schattenrand konvex wird. Wiesner fand solche Sichelkrümmungen bei *Campanula persicifolia*, *Knautia silvatica*,

Succisa pratensis, Stellaria graminea, uliginosa und *glauca, Taraxacum* (Rosettenblätter) sowie in besonders schöner Weise ausgeprägt an den Keimblättern von *Abies pectinata.*[1] Wie ich einer persönlichen Mitteilung Herrn Hofrates Wiesner verdanke, beobachtete er in der Folge dieselbe Erscheinung noch an: *Moehringia muscosa, Melampyrum silvaticum* und *Gentiana asclepiadea.*

Abgesehen von diesen Beobachtungen ist mir aus der Literatur nur noch ein ähnlicher Fall bekannt geworden, den Rothert (XI) mitteilt. Er betrifft die Blätter im Dunkeln gezogener Zwiebel von *Allium Cepa.* Die infolge Lichtmangels flach gebliebenen Spreiten krümmen sich sowohl mit ihrer breiten Fläche als auch mit der Schmalseite gegen die Lichtquelle. In letzterem Falle ist jedoch der Effekt ein sichtlich geringerer, was auf den Krümmungswiderstand zurückgeführt wird.

Im übrigen schenkte man dieser Form der heliotropischen Krümmung keine weitere Beachtung, so daß weder ihre Verbreitung studiert, noch untersucht wurde, ob ihr eine besondere Bedeutung zukommt.

Bezüglich des negativen Heliotropismus der Blätter gehen die Ansichten der verschiedenen Forscher weit auseinander. Hofmeister war der erste, welcher den Blättern negativ heliotropische Eigenschaften zuschrieb. Er führte das stärkere Wachstum der Blattoberseite im Lichte, auf welchem die Ausbreitung der Blätter und die fixe Lichtlage beruht, auf negativen Heliotropismus zurück. De Vries hingegen leugnete die negativ heliotropische Empfindlichkeit der Blätter gänzlich. Das verstärkte Wachstum der Blattoberseite galt ihm als ein Fall von (longitudinaler) Epinastie. Sachs zeigte wohl, daß diese Epinastie in vielen Fällen vom Lichte abhängig ist. Dem gegenüber betonte jedoch Wiesner mit Recht, daß die Ausdrücke Epi-, beziehungsweise Hyponastie nur in dem Falle Berechtigung haben, wenn sie ein von äußeren Faktoren völlig unabhängiges ungleichseitiges Wachstum bezeichnen. Die vom Lichte abhängige Epinastie, wie sie bekanntlich z. B. bei Wurzelblättern

[1] Abgebildet in XVIII, II. T., p. 48.

auftritt, welche bei geringer Lichtintensität aufgerichtet sind, während sie bei zunehmender Beleuchtung durch verstärktes Wachstum ihrer Oberseite sich mehr oder minder flach ausbreiten, faßte Wiesner wie Hofmeister als negativen Heliotropismus auf.

Den Blättern kommt also nach Wiesner zugleich positiver und negativer Heliotropismus zu; speziell die Blattoberseite ist negativ heliotropisch reizbar. Auf dieser Eigenschaft sowie auf negativem Geotropismus beruht in erster Linie das Zustandekommen der fixen Lichtlage. In neuerer Zeit wurde die Frage nach dem negativen Heliotropismus der Blätter nicht näher geprüft. Ich werde bei Besprechung der Photonastie nochmals auf dieses Thema zurückkommen.

Das heliotropische Verhalten der Blätter erscheint bei flüchtiger Überlegung befremdlich, da das Ziel der ($\pm$) heliotropischen Krümmung eines Organs in der Einstellung desselben in die Richtung der Lichtstrahlen besteht, wodurch es — wenigstens theoretisch — der Lichtwirkung völlig entzogen wird, während das grüne Laubblatt gerade auf das Licht angewiesen ist, um seiner Funktion Genüge zu leisten. Diese Überlegung trug wohl auch zum Teile dazu bei, daß man dem Heliotropismus keinen oder einen nur ganz untergeordneten Einfluß auf die Orientierungsbewegungen der Blätter zuschrieb oder ihn stets in Kombination mit antagonistisch wirkenden Kräften treten ließ.

Um die Bedeutung des Heliotropismus richtig würdigen zu können, müssen wir uns die Frage vorlegen, ob das oben angegebene Ziel der heliotropischen Krümmung auch tatsächlich unter allen Umständen angestrebt wird. Daß das Ziel der Krümmung in der Regel als zum Wesen des Heliotropismus gehörig aufgefaßt wird, beweisen die in den meisten Lehrbüchern gegebenen Definitionen desselben. Wiesner hat hingegen in seiner Monographie der heliotropischen Erscheinungen eine Definition dieser Bewegung gegeben, in welcher der Begriff des Endziels derselben ausgemerzt ist. Er faßt unter Heliotropismus alle jene Phänomene zusammen, für welche das Gesetz gilt, daß, wie auch immer die Orientierung des Organs zum Lichte ausfällt, sie vom Lichte vollzogen

wird und als eine Erscheinung des Längenwachstums sich manifestiert.[1]

Stellt man sich auf den Standpunkt, daß die in der Richtung der Lichtstrahlen abnehmende Lichtstärke, nicht aber die Richtung der Strahlen als solche die heliotropische Reaktion verursacht, so erhellt schon aus rein theoretischen Überlegungen, daß heliotropisch empfindliche Organe die verschiedensten Lagen zur Richtung des einfallenden Lichtes einnehmen können. Wird ein radiäres, allseits gleich empfindliches und reaktionsfähiges Organ einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, so wird bekanntlich die nicht belichtete Seite relativ länger als die Gegenseite, woraus eine Krümmung gegen die Lichtquelle hin resultiert, die solange an Größe zunimmt, bis die Richtung des einfallenden Lichtes erreicht ist, da in diesem Stadium sämtliche Seiten des Organs gleichmäßig beleuchtet sind. Denken wir uns nun ein flächenförmiges, beiderseits gleich empfindliches und reaktionsfähiges Organ einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, so kann das Resultat verschieden sein. Nehmen wir an, es fielen parallele Strahlen aus seitlicher Richtung ein, so müssen naturgemäß sämtliche Elemente der Oberseite gleichmäßig gegenüber denen der Unterseite im Wachstume zurückbleiben, da die gesamte Oberseite zwar schräg, aber gleichmäßig beleuchtet ist. Ein solches Organ wird sich demnach zufolge seines positiven Flächenheliotropismus[2] nicht in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen einstellen, sondern sich jedenfalls in seiner eigenen Medianebene krümmen müssen, bis Ober- und Unterseite gleich stark beleuchtet sind. Fallen die Lichtstrahlen parallel zur Medianebene des Blattes auf, dann fällt natürlich die Krümmmungsebene desselben mit der Einfallsebene des Lichtes zusammen.

[1] Unter diese Definition fällt natürlich auch der Begriff »Photonastie«. Siehe hierüber S. 26.

[2] Um die Darstellung zu vereinfachen, nehme ich an, daß das Organ keinen Kantenheliotropismus (siehe p. 60) besitzt, sich demnach nicht sichelförmig gegen das Licht krümmt und auch keine Torsion ausführt, um die Krümmungsebene parallel zur Einfallsebene des Lichtes zu stellen, was bei Blättern zumeist der Fall sein dürfte.

Verhält sich nun ein solches flächenförmiges Gebilde physiologisch dorsiventral, d. h. ist eine der beiden Organseiten heliotropisch empfindlicher oder reaktionsfähiger als die Gegenseite, dann wird es sich niemals, auch nicht in dem Falle, wo die Lichtstrahlen parallel zur Medianebene auf seine Fläche auftreffen, genau in die Richtung derselben einstellen. Denn wenngleich in diesem Falle beide Organseiten gleich[1] beleuchtet sind, wird doch die empfindlichere auf den gleichen Reiz stärker als die Gegenseite reagieren. Ist z. B. die heliotropische Perzeptionsfähigkeit der Oberseite geringer als die der Unterseite, welche wir als die stärker beleuchtete annehmen wollen, und fällt das Licht senkrecht zu dieser ein, so wird die heliotropische Krümmung dieser Seite über die Richtung des einfallenden Lichtes hinausgehen, so weit, bis die Oberseite so stark beleuchtet ist, daß ihre Wachstumsintensität so groß wird wie die der schwächer beleuchteten Blattunterseite.

Diese Überlegung läßt sich in analoger Weise auch auf negativ heliotropische Organe übertragen. Es erhellt daraus, wie ich glaube, aufs deutlichste, daß ein flächenförmiges Organ heliotropisch sein kann, ohne sich in die Richtung einseitig einfallenden Lichtes zu stellen. Daraus ist aber der weitere, für die Beurteilung des Blattheliotropismus wichtige Schluß zu ziehen, daß wenigstens die Möglichkeit vorhanden ist, daß Blätter ausschließlich mit Hilfe ihres Heliotropismus in günstigere Beleuchtungsverhältnisse gebracht werden können.

Ich habe eine Reihe monokotyler Blätter auf ihren Heliotropismus geprüft, indem ich sie in gewöhnlicher Weise unter den üblichen Vorsichten einseitiger Beleuchtung aussetzte. Die Pflanzen wurden hiezu entweder in den heliotropischen Kasten eingeführt oder, falls eine höhere Lichtintensität erwünscht war, frei auf einem Kasten aufgestellt, wobei für die Abblendung des Seitenlichtes gesorgt war. Als Lichtquelle diente stets diffuses Tageslicht. Ich muß hervorheben, daß ich

[1] Theoretisch sind in diesem Falle die beiden Seiten wohl überhaupt nicht beleuchtet, was aber unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen, welche bei der obigen Auseinandersetzung angenommen wurden, infolge der Wirkung des diffusen Lichtes nicht zutrifft.

die gleichzeitige Einwirkung der Schwerkraft nicht ausschloß, so daß in den Fällen, in welchen ich keinen Heliotropismus auffand, ein solcher bei Ausschluß der Schwerkraft noch immerhin nachweisbar sein könnte. Für meine Zwecke war es jedoch nicht nötig, so geringe Spuren heliotropischer Krümmungsfähigkeit nachzuweisen, da solche bei den Orientierungsbewegungen der Blätter doch höchstens eine ganz untergeordnete Rolle spielen können.

Flächenförmige Blätter orientierte ich im heliotropischen Kasten entweder so, daß Blattfläche und Ebene des Spaltes einander parallel gerichtet waren oder aufeinander senkrecht standen. Im ersten Falle fiel das Licht in einer zur Lamina senkrechten Ebene, im letzteren hingegen parallel zur Blattfläche ein. Um einen kürzereren Ausdruck zu gewinnen, bezeichne ich jene Orientierung als Flächen-, diese als Kantenstellung. Dementsprechend wird eine eintretende heliotropische Krümmung als Flächen-, beziehungsweise Kantenheliotropismus bezeichnet werden. Der erstere äußert sich in einer bogenförmigen Krümmung in der Medianebene des Blattes, der letztere in einer in der Blattebene auftretenden Sichelkrümmung der Lamina.

Ich gebe im nachstehenden einen kurzen Auszug meiner Beobachtungen wieder mit dem Bemerken, daß sämtliche Versuche mehrfach wiederholt wurden.

Agapanthus umbellatus.

Deutlicher positiver Flächenheliotropismus beider Blattseiten. Ein mit seiner Oberseite gegen annähernd horizontal einfallendes Licht orientiertes junges Blatt erreichte eine Neigung von zirka 45° gegen die Horizontale. Der Winkel wurde während der ganzen (28tägigen) Versuchsdauer annähernd beibehalten; die morphologische Blattoberseite war dementsprechend nach unten gerichtet.

Kantenheliotropismus scharf ausgeprägt (Taf. I, Fig. 3).

31. I. Ein sich eben entwickelndes Blatt wird in Kantenstellung horizontal einfallender Beleuchtung ausgesetzt.

17. II. Deutlich positiv heliotropisch. Neigungswinkel zirka 45°.

1\. III. Das Blatt ist im oberen Teile nahezu horizontal gerichtet. — Ein zweites jüngeres Blatt ist etwa 45° geneigt.

Clivia nobilis, Imatophyllum miniatum.

Ebenso wie von Agapanthus wurden zahlreiche Exemplare beobachtet, welche im Gewächshause oder auf Fenstern bei einseitiger Beleuchtung kultiviert wurden (Taf. I, Fig. 4). Stets zeigte sich ein sehr ausgesprochener positiver Kantenheliotropismus; der Flächenheliotropismus tritt unter analogen Bedingungen nicht zutage, da er durch andere orientierende Kräfte (namentlich durch Photonastie, siehe p. 82) verdeckt wird.

Amaryllis vittata.

Flächenheliotropismus deutlich, aber schwach. Ober- und Unterseite positiv heliotropisch. Welcher der beiden Seiten stärkerer Heliotropismus zukommt, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden, da die Krümmung im schwachen Lichte durch Hyponastie, im starken durch Photonastie beeinträchtigt wird; überdies ist der Biegungswiderstand beider Seiten ungleich groß.

Positiver Kantenheliotropismus deutlich, aber schwächer als bei den drei erstgenannten Pflanzen. Er zeigt sich zuerst in einem Asymmetrischwerden des Blattes, indem die vom Lichte abgewendete Laminarhälfte die Lichthälfte im Wachstume überflügelt. Später wird die Sichelkrümmung der Lamina, an der sich auch der Medianus beteiligt, immer deutlicher. In einigen Fällen, namentlich bei schwacher einseitiger Beleuchtung, war die Schattenhälfte sichtlich etioliert, was sich schon aus der bedeutend lichteren Färbung ergab.

Narcissus poeticus, Narcissus Jonquilla.

Positiver Flächen- und Kantenheliotropismus deutlich, aber schwach (vgl. Taf. I, Fig. 1).

Ophiopogon muscarioides.

Positiver Flächen- und Kantenheliotropismus vorhanden, aber kaum nachweisbar.

Galanthus nivalis.

Schwacher positiver Flächen- und Kantenheliotropismus. So lange die Blätter in der Scheide eingeschlossen sind, ist eine heliotropische Krümmung häufig überhaupt nicht erkennbar. Sobald die Blätter vorbrechen, werden sie heliotropisch. Neigungswinkel bei horizontal einfallendem Lichte 75 bis 80°. Vaginalteil aufrecht oder nur schwach — wohl passiv — gekrümmt.

Gladiolus.

Blattfläche äußerst schwach positiv heliotropisch. Die Blattkanten scheinen nicht oder in nur geringem Maße heliotropisch zu sein.

Iris pallida.

Obgleich ein Exemplar vom 17. III. bis 14. IV. ziemlich kräftiger einseitiger Beleuchtung senkrecht zur Laminarfläche ausgesetzt war, konnte bei keinem Blatte und in keinem Entwicklungsstadium eine heliotropische Krümmung konstatiert werden.

Hyacinthus orientalis.

Blätter deutlich positiv heliotropisch. So lange die kegelförmige Knospe noch geschlossen ist, verhält sie sich wie ein Organ. Sobald die Blätter an der Spitze auseinanderweichen, krümmen sich die freien Blatteile am stärksten heliotropisch.

Allium Porrum.

Da die Blätter im Medianus nach innen gefaltet sind, läßt sich von einem Flächen- beziehungsweise Kantenheliotropismus im obigen Sinne nicht sprechen. Schwacher positiver Heliotropismus ist konstatierbar, gleichgültig, ob eine untere Blatthälfte, die Rückseite des Medianus oder die beiden aneinanderstoßenden Blattkanten beleuchtet sind.

Allium schoenoprasum.

Die Blätter der zu den Versuchen benützten jungen Pflanzen sind auffallend stark positiv heliotropisch. Sie stellen

sich bereits im Laufe weniger Stunden in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen. Ein schwach heliotropisch gewordenes Exemplar wurde um 180° gewendet, so daß die Konvexseite des Organs gegen das einfallende Licht gerichtet war. Schon nach $2^1/_2$ Stunden war der Beginn der neuen heliotropischen Richtung erkennbar.

Allium Cepa.

Eine überaus schwache positiv heliotropische Blattkrümmung konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden. Neigungswinkel zirka 80°, obgleich ein Exemplar mit mehreren wachstumsfähigen Blättern ziemlich kräftigem, einseitig einfallendem diffusen Lichte ausgesetzt war. Nach Dutrochet (III) verhalten sich Röhrenblätter von *Allium*-Arten dem Lichte gegenüber ganz indifferent. Rothert (XI, p. 116) fand hingegen, daß Blätter von *Allium*-Sämlingen zu den heliotropisch empfindlichsten Objekten gehören. Aber auch die Blätter im Dunkeln getriebener Zwiebeln findet derselbe Forscher deutlich, wenngleich schwächer, heliotropisch. Das verschiedene Verhalten der Röhrenblätter in diesen und in meinen Versuchen ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß Rothert etiolierte Blätter einseitiger Beleuchtung aussetzte, während ich mit Blättern experimentierte, welche im Lichte zur Entwicklung gelangten. Daß etiolierte Blätter stärkeren Heliotropismus aufweisen, wurde aber schon von Wiesner (XVIII, II. T., p. 55) gezeigt.

Aus den angeführten Versuchen ergibt sich eine Reihe für die Frage der Orientierungsbewegungen monokotyler Blätter wichtiger Folgerungen.

1. Wenn überhaupt eine heliotropische Krümmung nachweisbar war, wurde sie stets durch positiven Heliotropismus hervorgerufen. Negativer Heliotropismus ließ sich hingegen auf experimentellem Wege niemals feststellen.[1]

2. Bei den flächenförmigen dorsiventralen Blättern der untersuchten Monokotylen reagieren sowohl Ober- und Unter-

[1] Trotzdem soll die Möglichkeit, daß die untersuchten Blätter auch negativ heliotropisch sind, nicht in Abrede gestellt werden. Vergl. hierüber p. 75.

seite der Blattfläche als auch die Blattkante positiv heliotropisch. Trotz des im letzteren Falle ungleich größeren Biegungswiderstandes ist der Effekt des Kantenheliotropismus mindestens ebenso deutlich, bisweilen noch klarer ausgeprägt als der des Flächenheliotropismus. Der Krümmungseffekt ermöglicht es in diesem Falle natürlich nicht, einen Schluß auf den Grad der heliotropischen Empfindlichkeit zu ziehen, da die schließliche Blattkrümmung durch die Organisation des Blattes wesentlich beeinträchtigt wird.

3. Die Verteilung der heliotropischen Empfindlichkeit in den Regionen des Blattes ist eine ungleiche. Die Krümmung stellt sich zunächst im apikalen Blatteile ein, obgleich gerade hier, wie ich mich durch Messungen bei Hyacinthus und Amaryllis überzeugte, das Wachstum ein minimales ist, während der am kräftigsten wachsende basale Teil in vollkommen vertikaler Stellung verharrt. Wie aus Messungen in Kantenstellung befindlicher Blätter von *Amaryllis vittata* hervorgeht, schreitet die heliotropische Krümmung in basipetaler Richtung fort. Diese Blätter zeigen demnach in dieser Beziehung dasselbe Verhalten, welches Rothert für die gleichfalls durch basipetales Wachstum ausgezeichneten Coleoptylen gewisser Gramineen sowie für Blattstiele und Stengel nachwies.

4. Der Flächenheliotropismus kommt unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen kaum zur Geltung, da er, wie später gezeigt werden wird, durch die Photonastie (siehe p. 82) verdeckt wird. Unter Umständen kann er jedoch die Wirkung derselben verstärken oder hemmend beeinflussen. Der Kantenheliotropismus hingegen äußert sich oft sehr deutlich. Er hat — wie es namentlich bei den untersuchten Pflanzen mit zweizeiliger Blattanordnung deutlich wird — die wichtige Aufgabe, die Blätter aus ihrer Insertionsebene gegen das Licht vorzuschieben. Dafür spricht jedenfalls auch die Tatsache, daß er bei Monokotylen mit geringer Laubentwicklung *(Galanthus, Narzisse)* viel schwächer ausgebildet ist, als bei solchen mit einer größeren Blätterzahl, wie *Agapanthus* und *Clivia*. Gerade in diesen Fällen liegt es im Interesse der Lichtökonomie der Blätter, wenn sie aus ihrer Insertionsebene herausgebracht

werden, so daß eine gegenseitige Deckung vermieden wird und sie ein größeres Lichtareale ausnützen können. Bei solchen Pflanzen ist auch — zumal an älteren Stöcken — die $^1/_2$-Stellung der Blätter völlig undeutlich, was sich in ihrem ganzen Habitus ausprägt.

Es ist noch hervorzuheben, daß bisher Kantenheliotropismus sowohl an monokotylen als dikotylen Blättern beobachtet wurde, jedoch stets nur an Pflanzen mit sitzenden oder fast ungestielten, linealen, bandförmigen oder schmal lanzettlichen Blättern. Sollte der Kantenheliotropismus tatsächlich auf derartige Blätter beschränkt sein, dann könnte man in dem Kantenheliotropismus einen Ersatz für gewisse Bewegungen des Blattstiels erblicken, welchen die wichtige Aufgabe zufällt, die Lamina ans Licht zu bringen.

5. Die untersuchten reitenden Blätter sind nur schwach heliotropisch oder für Lichtunterschiede unempfindlich, was begreiflich erscheint, da die in Rede stehenden Pflanzen typische Sonnenpflanzen mit aphotometrischen Blättern repräsentieren. Die Rundblätter zeigten ein verschiedenes heliotropisches Verhalten

Geotropismus.

Wenngleich die negativ geotropische Empfindlichkeit[1] der Blätter als eine durch zahlreiche Beobachtungen sichergestellte Tatsache gelten kann, so bildet doch die Rolle, welche man dem Geotropismus beim Zustandekommen der fixen Lichtlage zuschrieb, einen Gegenstand der Kontroverse. Während de Vries und Wiesner, welche zuerst den Blattgeotropismus eingehender studierten, in der Schwerkraftswirkung einen für die Blattlage maßgebenden Faktor erblickten, wurde von anderer Seite an gewissen Blättern gezeigt, daß diese ihre Lichtlage auch bei Rotation um die horizontale Achse erreichen können (Fr. Darwin, Krabbe u. a.). Aber auch bei ruhender Aufstellung der Pflanzen wird trotz der verschiedensten Lagen der

[1] Auf den positiven Geotropismus der Blätter nehme ich hier keine Rücksicht, da er hauptsächlich nur an Keimblättern von Palmen und gewissen Liliaceen beobachtet wurde. Siehe hierüber Pfeffer (X, p. 300).

Blätter zum Horizonte die fixe Lichtlage angenommen, wobei sich ungeachtet der an und für sich ansehnlichen geotropischen Empfindlichkeit »eine geotropische Komponente in der schließlichen Lichtlage nicht mehr geltend macht«, das Resultat vielmehr ein derartiges ist, »als ob der Geotropismus gleich Null sei« (Noll). Wenngleich die Berechtigung dieser Auffassung für gewisse Blätter nicht in Abrede gestellt werden soll, so muß es wohl als verfehlt bezeichnet werden, diesen Beobachtungen eine allgemeine Gültigkeit zuzuschreiben, wie schon der eingangs erwähnte, von Krabbe selbst angestellte Versuch mit *Dahlia*-Blättern lehrt.

Auf Grund sich zum Teile widersprechender Beobachtungen, welche hauptsächlich an dikotylen Blättern gemacht wurden, ergaben sich hauptsächlich zwei Fragen, welche ich bezüglich des geotropischen Verhaltens der monokotylen Blätter näher zu prüfen hatte:

1. Sind die Blätter der Monokotylen in beträchtlicherem Maße negativ geotropisch?

2. Hat der Geotropismus einen Einfluß auf die Lichtlage derselben?

Ich beschränke mich hier darauf, die Versuche zur Beantwortung der ersten Frage in Kürze mitzuteilen. Die Entscheidung der Frage hingegen, ob der Geotropismus in Kombination mit anderen Orientierungsbewegungen treten kann, behalte ich mir für den letzten Abschnitt vor.

Ich gebe nachfolgend einen kurzen Auszug aus meinem Versuchsprotokoll, wobei ich alle nicht unmittelbar nötigen Daten beiseite lasse. Wenn nicht besonders bemerkt, wurden die Versuche im Dunkeln durchgeführt.

Allium Cepa.

Blätter sowohl im Dunkeln als auch im Lichte auffallend stark negativ geotropisch. Reaktionszeit[1] eines zirka 7 *cm*

[1] Dieselbe wurde in folgender Weise annähernd bestimmt: Ein möglichst genau vertikal stehendes Blatt wurde durch Wenden des Topfes in horizontale Lage gebracht und der obere Blattrand auf eine bestimmte Marke des von Wiesner konstruierten Wachstumsmikroskopes eingestellt. Das Blatt senkte

langen, kräftig wachsenden Blattes bei Zimmertemperatur jedenfalls unter 33 Minuten.

Narcissus poeticus.

Starker Flächen- und Kantengeotropismus. Sobald die Lamina die Scheide durchbricht, krümmt sie sich energischer aufwärts als vorher. Die Scheide hebt die geotropische Wirkung ganz oder teilweise auf. Ihr Einfluß wird aus folgenden Versuchen besonders deutlich. Ragen die Blätter wenige Millimeter über die Scheide hinaus und sind sie mit dieser schwach geotropisch gekrümmt, so nimmt die Aufrichtung fast momentan beträchtlich zu, sobald man die Scheide wegpräpariert. Hat sich hingegen der freie Teil der Blätter nahezu vertikal erhoben, so krümmen sich diese nach Entfernung der Scheide sogar über die Vertikale hinaus. Daraus erhellt, daß der in derselben eingeschlossene Blatteil durch das Vaginalblatt im Sinne der geotropischen Krümmung gespannt erhalten wird.

Galanthus nivalis

sowie wenige Zentimeter lange Triebe von

Allium Porrum

verhalten sich im wesentlichen wie Narzissen.

Gladiolus. Iris pallida.

Die Blätter beider Pflanzen krümmen sich negativ geotropisch, gleichgültig, ob sie die Fläche oder die Kante nach oben kehren. Bei Iris, welche bedeutend langsamer reagiert, scheint die Krümmung nach der Kante energischer als nach der Fläche vor sich zu gehen. Ist die äußere Kante nach oben gerichtet, so wird die Vertikale überschritten, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß in diesem Falle der negative Kantenheliotropismus durch die wahrscheinlich spontan vor sich

---

sich anfangs schnell, dann langsamer infolge des Eigengewichtes. Nach 23 Minuten erreichte es den tiefsten Stand, auf welchem es durch 9 Minuten verharrte, um sich von der 33. Minute an allmählich, später mit großer Geschwindigkeit negativ geotropisch zu erheben. Die Reactionszeit ist demnach jedenfalls kürzer als 33 Minuten.

gehende Sichelkrümmung des Blattes, welche ein Konkavwerden des äußeren Blattrandes bewirkt, unterstützt wird.

Amaryllis vittata, Agapanthus, Clivia, Imatophyllum.

Die Blätter zeigen im Dunkeln und im Lichte sehr kräftigen negativen Flächen- und Kantengeotropismus.

Deutlicher negativer Geotropismus wurde schließlich noch nachgewiesen bei den Blättern von

Hyacinthus orientalis und **Allium schoenoprasum.**

Aus den angeführten Versuchen ergeben sich folgende Sätze:

1. Sämtliche daraufhin untersuchte Monokotylenblätter erwiesen sich als negativ geotropisch.
2. Bei den bandförmigen Blättern ist stets Flächen- und Kantengeotropismus nachweisbar.
3. Der negative Geotropismus der Monokotylenblätter kommt ebenso im Dunkeln wie im Lichte zustande.
4. Sind Scheidenblätter vorhanden, so hemmen sie in mehr oder minder hohem Maße die geotropische Krümmung der von ihnen eingeschlossenen Teile der Laubblätter.

Spontane Nutationen, Photonastie.

De Vries (XVII) fand bei seinen Untersuchungen über die Richtungsursachen bilateral-symmetrischer Organe die wichtige Tatsache auf, daß deren Unter-, beziehungsweise Oberseite unabhängig von Schwerkraft und Licht ein verstärktes Wachstum aufweisen kann, eine Erscheinung, welche er als longitudinale Hyponastie, beziehungsweise longitudinale Epinastie bezeichnete.

Als Sachs (XII) die Plagiotropie der Pflanzenteile einer eingehenden Untersuchung unterzog, sah er sich zunächst durch das Verhalten des Thallus von *Marchantia* veranlaßt, den Begriff »Epinastie« wesentlich zu erweitern, indem er »das durch stärkeres Licht verursachte Ausbreitungsvermögen der

Oberseite von *Marchantia*« als einen Spezialfall der Epinastie hinstellte, »die hier nachweislich eine Lichtwirkung ist«.

Wiesner (XVIII, II. T., p. 55) wandte sich gegen die Sachsche Erweiterung des Begriffes »Epinastie« und sprach sich dafür aus, die Termini Epi- und Hyponastie ausschließlich für spontane Nutationen zu reservieren. Eine durch Licht bewirkte Wachstumsförderung der Thallus- (und Blatt-) Oberseite faßte der genannte Forscher als negativen Heliotropismus auf. Diese Deutung hatte Sachs hauptsächlich deshalb vermieden, weil die Thallusunterseite positiv heliotropisch reagiert und ihm die Annahme, daß sich ein Organ gleichzeitig oberseits negativ, unterseits hingegen positiv heliotropisch verhielte, widersinnig erschien. Wiesner hingegen sah in einem solchen Verhalten umsoweniger eine Unmöglichkeit, als nach seiner Auffassung, die er durch zahlreiche Beobachtungen stützen konnte, jedes Organ aus positiv und negativ heliotropischen Elementen besteht.

Bald darauf zeigte Pfeffer, daß das Licht in zweifacher Weise als Bewegungsursache wirksam sein könne: als Heliotropismus und als Photonastie. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Krümmungen, die äußerlich einander vollkommen gleichen können, erhellt am besten aus Pfeffers eigenen Worten (X, p. 287): »Indem wir nun, dem üblichen Sprachgebrauche folgend, als Heliotropismus die durch einseitigen Lichtangriff erzeugten und in ihrer Richtung hievon abhängigen Bewegungen bezeichnen, sollen die durch sinkende oder fallende, übrigens allseitig gleichmäßige Beleuchtung erzeugten Bewegungen photonastische genannt werden.« Da Pfeffer die letzteren wie Sachs als spezielle Fälle von Epi- und Hyponastie ansieht, unterscheidet er zwischen Photoepinastie beziehungsweise Photohyponastie. Da sich eine heliotropische Krümmung bei einseitig überwiegender Lichtwirkung einstellt, Photonastie hingegen ohne Rücksicht auf die Beleuchtungsrichtung (also auch bei allseits gleicher Beleuchtung) auftritt, sind wir in der Lage, beide Bewegungsursachen auf experimentellem Wege unterscheiden zu können. Wenn wir die Wirkungsweise der Photonastie anerkennen, so folgt daraus — wie Pfeffer selbst betont — keineswegs, daß die dorsi-

ventralen Organe nicht doch beiderseits ungleich heliotropisch reagieren. Ich werde vielmehr am Schlusse dieses Abschnittes zeigen, daß es derzeit nicht ausgeschlossen erscheint, daß die Photonastie der Blätter auf ungleiche heliotropische Empfindlichkeit der beiden Blattseiten zurückzuführen ist. So lange hiefür jedoch ein bindender Beweis fehlt, halte ich es zweckmäßig, strenge zwischen Heliotropismus und Photonastie zu unterscheiden.

Oltmanns hält auf Grund seiner Untersuchungen den Begriff »Photonastie« für überflüssig, wie mir jedoch scheint, mit Unrecht. Er sagt (IX, p. 259): »Nachdem ich zeigen konnte, daß alle bis dahin Heliotropismus genannten Vorgänge in erster Linie von der Intensität des Lichtes abhängen, dürfte es zweckmäßig sein, den Begriff der Photonastie fallen zu lassen«. Durch die Abhängigkeit der heliotropischen Krümmung von der Beleuchtungsstärke sind aber die Fälle von Photonastie, in welchen Organkrümmungen bei allseits gleichmäßiger Beleuchtung, z. B. bei Rotation um vertikale Achse eintreten, keineswegs erklärt; solange aber eine befriedigende Erklärung fehlt, können wir den genannten Terminus nicht vermissen. Was meine eigenen Versuche betrifft, so beanspruchen nur jene mit dorsiventralen, mehr oder minder bandförmigen Blättern höheres Interesse. Ich will vorerst die Dunkelversuche an der Hand des Versuchsprotokolls in knapper Form zusammenstellen, wobei ich nur die wichtigeren Daten berücksichtigen will.

A. Dunkelversuche.

Amaryllis vittata.

I.

30. I. Eine Pflanze mit zwei jungen Blättern (12 *mm*, beziehungsweise 8 *mm* lang), völlig verdunkelt. Blätter vollkommen vertikal.

15. II. Beide Blätter vertikal.

16. II. Das größere Blatt ist infolge seines Eigengewichtes von seiner Basis an stark nach außen geneigt.[1]

---

[1] Etiolierte Blätter sind gegen Turgorverluste sehr empfindlich. Ist die Bodenfeuchtigkeit eine geringe, so krümmen sich die Blätter in der Zone des

18. II. Das Blatt hat sich vollständig erhoben und steht wieder vertikal.
21. II. Beide Blätter annähernd aufrecht; nur das größere ist infolge Lastwirkung etwas nach außen geneigt. Siehe Abbildung. Taf. II, Fig. 7.

II.

16. III. Ein im Dunkeln getriebenes Exemplar mit vier kräftig wachsenden Blättern, welches zu geotropischen Versuchen gedient hatte, wird in der Dunkelkammer vertikal aufgestellt, so daß die früher geotropisch aufgerichteten Blätter nahezu horizontal stehen.
17. III. Sämtliche Blätter völlig vertikal aufgerichtet.
6. IV. Je zwei gegenüberstehende Blätter kreuzen einander in folge starker Hyponastie.

III.

5. I. Pflanze in schwachem, einseitig einfallendem Lichte. Blätter vertikal mit ihren Oberseiten flach aneinander liegend. Blatt I, 55 *mm*; Blatt II, 23 *mm*.
22. I. Blatt I, 205 *mm*; Blatt II, 148 *mm*. Schwacher Kantenheliotropismus. Beide Blätter kreuzen sich infolge Hyponastie.
27. I. Blatt I, 309 *mm*; Blatt II, 229 *mm*. Blatt I deutlich hyponastisch; Blatt II nach außen gekrümmt, wahrscheinlich durch den Druck eines dritten sich entwickelnden und stark hyponastisch gewordenen Blattes.

IV.

4. V. Ein im Dunkeln getriebenes Exemplar wird in der Dunkelkammer auf einem Klinostaten mit horizontaler Achse derart fixiert, daß die Topfachse gleichfalls wagrecht steht. Die Pflanze hat zwei gleichlange Blätter entwickelt.

---

stärksten Wachstums (Blattbasis) nach außen. Diese Krümmung ist mit einer epinastischen, welche stets an der Spitze zuerst eintritt, nicht zu verwechseln.

11. V. Beide Blätter gerade, mit ihren Oberseiten dicht aneinanderliegend.
16. V. Gegenseitige Lage der Blätter unverändert. Es wird ein Blatt entfernt, um dem anderen einen Spielraum zu einer eventuellen Krümmung zu bieten.
17. V. Blatt schwach hyponastisch.
25. V. Hyponastische Krümmung überaus kräftig, auffallend stärker als in allen Fällen, wo der Einfluß der Schwerkraft nicht ausgeschlossen wurde.

Amaryllis formosissima.

V.

11. V. Eine im Dunkeln gezogene Pflanze wird horizontal im Dunkeln rotiert. Das Exemplar besitzt zwei schwach hyponastische Blätter.
13. V. Hyponastie auffallend stärker als in Versuch VI.
16. V. Die hyponastische Krümmung ist so stark, daß sich die Blätter vollständig kreuzen, wodurch ihre morphologischen Unterseiten nach oben zu liegen kommen.

VI.

16. V. Ein Dunkelexemplar wird ruhend und zwar vertikal im Dunkeln aufgestellt, Blätter aufrecht.
19. V. Blätter deutlich hyponastisch.
30. V. Blätter infolge starker Hyponastie gekreuzt.

Hyacinthus candicans.

VII.

24. IV. Eine im Dunkeln angetriebene Zwiebel wird bei vollkommenem Lichtabschlusse kultiviert. Höhe des Triebes (h) 13 *mm*.
30. IV. Blätter völlig geschlossen.
5. V. $h = 135$ *mm*. Trieb vollkommen vertikal.
11. V. $h = 275$ *mm*. Spitze des Triebes schwach hyponastisch,[1] sonst unverändert.

[1] In Bezug auf das äußerste Blatt.

15\. V. Versuch photographiert. Siehe Abbildung Taf. III, Fig. 12.

19\. V. Blätter noch immer vollkommen geschlossen. Die ganze Pflanze gleicht einem fast $^1/_2$ *m* langen, gelben Stabe. Der Trieb ist etwas schräge gerichtet.

22\. V. $h = 510$ *mm*.

29\. V. $h = 670$ *mm*.

2\. VI. Länge der ersten drei aufeinanderfolgenden Blätter: 740 *mm*, 765 *mm*, 790 *mm*. Die äußeren Blätter werden demnach von den inneren überragt, schließen dabei aber dicht aufeinander. Der ganze Trieb erscheint in Form einer steilen Schraube schwach tordiert.

Hyacinthus orientalis.

VIII.

3\. II. Eine unter Erde getriebene Zwiebel wird vollkommen verdunkelt.

17\. II. Blätter gerade und aufrecht.

21\. II. Einzelne Blüten beginnen sich zu öffnen; sonst unverändert. Versuch photographiert. Taf. II, Fig. 6.

1\. III. Sämtliche Blätter vertikal oder schwach hyponastisch. Infloreszenz völlig aufgeblüht.

Außerdem wurden 10 Dunkelexemplare, teils Erd-, teils Wasserkulturen beobachtet. Die Blätter waren stets aufrecht oder im obersten Teile schwach hyponastisch.

Im basalen Teile hingegen nimmt man nicht selten eine schwache Krümmung im Sinne einer Epinastie wahr. Es ist jedoch zweifelhaft, ob dieselbe nicht allein durch den Druck der sich entwickelnden Infloreszenz bedingt wird, welche die Blätter etwas auseinander drängt.

Von anderen Pflanzen, deren Verhalten im Dunkeln und im Lichte vergleichsweise untersucht wurde, seien in Kürze noch folgende angeführt.

Galanthus nivalis.

Versuchsdauer vom 17. II. bis 17. III. Die Blätter eines Dunkelexemplares sind völlig vertikal (das Scheidenblatt

erreichte in diesem Falle eine Länge von 25 *mm*); mehrere andere Individuen zeigten schwach aber deutlich hyponastische Blätter. Wiesner beobachtete bei derselben Pflanze, daß ihre Blätter im Dunkeln, unter sonst günstigen Umständen zufolge kräftiger Hyponastie einander kreuzten und ihre morphologischen Unterseiten nach oben kehrten. Die geringe Tendenz zur hyponastischen Krümmung der Blätter, welche sich in meinen Versuchen zeigte, ist wahrscheinlich auf das ziemlich kümmerliche Gedeihen zurückzuführen, welches meine Galanthusexemplare aus mir unbekanntem Grunde durchwegs zeigten. Der Grad der Hyponastie hängt vermutlich mit der Wachstumsintensität ebenso zusammen, wie es Wiesner für die »variable« Epinastie nachwies.

Clivia nobilis, Agapanthus umbellatus.

Blätter aufrecht oder schwach hyponastisch.

Ophiopogon muscarioides.

Versuchsdauer 5. II. bis 1. III. Die jüngsten mir zu Gebote stehenden Blätter waren bereits schwach epinastisch. Zu Ende des Versuches schlossen die gegenständigen Blätter, welche bereits eine Länge von 30 *cm* erreicht hatten, miteinander einen Winkel von etwa 10° ein. Die Neigung der Blätter war demnach während der ganzen Versuchsdauer annähernd dieselbe geblieben.

Aus den angeführten Versuchen ergibt sich zunächst, daß im Dunkeln niemals eine autonome Epinastie zu beobachten ist. Die Blätter der Dunkelpflanzen nehmen vielmehr eine vertikale Lage ein oder zeigen in mehr oder minder hohem Grade die Tendenz zur hyponastischen Krümmung. In den extremsten Fällen geht die Hyponastie soweit, daß die morphologische Blattunterseite nach oben zu liegen kommt. Natürlich wirkt Licht, dessen Intensität unter einem bestimmten Minimum liegt, wie Dunkelheit, was durch Versuch III bestätigt wird.

Die hyponastische Krümmung kann jedenfalls durch den negativen Geotropismus der Blätter beeinflußt werden. Wenigstens zeigte der mit *Amaryllis* durchgeführte Rotations-

versuch (IV, V), daß die Hyponastie bei Aufhebung der einseitigen Schwerkraftswirkung bedeutend energischer zum Ausdrucke kam. Das Auftreten einer hyponastischen Krümmung, welche ihren Anfang stets an der Blattspitze nimmt, kann auch durch die gegenseitige Hemmung gegenüberstehender Blätter verhindert werden.

Daß die Blätter der genannten Pflanzen sich gerade im Dunkeln häufig hyponastisch krümmen, ist vom teleologischen Standpunkte leicht zu verstehen. Infolge der Konvexkrümmung der Blattunterseiten werden die Blätter dicht aneinander gepreßt, wodurch sie vielleicht befähigt werden, den Boden leichter zu durchdringen, um das Licht zu erreichen, unter dessen Einfluß sie sich durch entgegengesetzte Krümmung so ausbreiten, daß sie ihre Oberseite den Lichtstrahlen darbieten. Der Lichtgenuß ist in diesem Falle Zweck und gleichzeitig Ursache der Konvexkrümmung der Blätter.

Daß diese durch das Licht in erster Linie bewirkt wird, lehrt schon der Vergleich der Dunkelpflanzen mit im Lichte kultivierten Exemplaren. Hier stehen die Blätter niemals vertikal, sondern stets mehr oder minder stark nach außen geneigt, in vielen Fällen überdies bogenförmig derart gekrümmt, daß die Blattoberseite zur Konvexseite wird. Ausgesprochene Beispiele hiefür sind *Amaryllis, Clivia, Agapanthus* u. v. a.

Die Frage ist nur, welcher Art die Lichtwirkung ist, welche diese Bogenkrümmung hervorruft. Von vorneherein sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Da die Blattunterseite nachweislich positiv heliotropisch ist, könnte die Konkavkrümmung dieser Seite, welche an aufrechten Blättern die stärker beleuchtete ist, auf positiven Heliotropismus zurückzuführen sein. Ein negativ heliotropisches Verhalten der Blattoberseite gegenüber dem Zenithlichte würde eine gleichsinnige Krümmung zur Folge haben. Durch ein solches Zusammenwirken von positivem und negativem Heliotropismus erklärte auch Wiesner die bogenförmige Krümmung der Blätter von *Galanthus nivalis* im Lichte. Es ist aber auch möglich, daß das Licht nicht orientierend wirkt, sondern vielmehr die Blattoberseite zu stärkerem Wachstume disponiert. Eine infolgedessen eintretende Blattkrümmung ist aber nach dem herrschenden Sprachgebrauche nicht als

Heliotropismus, sondern als Photonastie, genauer Photoepinastie zu bezeichnen. Zur Entscheidung der Frage, sowie zur näheren Kenntnis des Krümmungsverlaufes wurden nachstehende Versuche durchgeführt.

B. Versuche im diffusen Lichte.

Amaryllis vittata.

I.

22. I. Ein Exemplar mit vier kräftig wachsenden Blättern wird ruhend in der Weise aufgestellt, daß die gemeinsame Medianebene der Blätter parallel zur Fensterebene orientiert ist. Richtung des stärksten diffusen Lichtes schräg von vorne und oben.

5. II. Sämtliche Blätter deutlich im Sinne einer Epinastie gekrümmt; überdies macht sich schwacher Kantenheliotropismus bemerkbar.

21. II. Die epinastische Krümmung hat bedeutend zugenommen, sonst unverändert. Taf. II, Fig. 8.

II.

22. I. Eine vierblätterige Pflanze wird auf einen Klinostaten mit vertikaler Achse aufgestellt, um eine allseits gleiche Beleuchtung zu erzielen. Rotationsgeschwindigkeit: eine Umdrehung pro Stunde. Knapp über den Blattspitzen ruht auf zwei Stäben gestützt ein umgestülpter Blumentopf, dessen Abflußöffnung verkittet ist. Die Pflanze ist auf diese Weise einem allseits gleichen, ziemlich kräftigen Vorderlichte ausgesetzt, während das Oberlicht annähernd abgeblendet wird. Mit zunehmender Blattlänge wird der übergestülpte Topf allmählich entsprechend gehoben. Nachdem die Blätter weiter auseinandergerückt waren, als der Durchmesser des Topfes betrug, wurde er durch einen vor Oberlicht schützenden Karton ersetzt.

3. II. Blätter schwach epinastisch.

5\. II. Blätter deutlich bis zur Basis epinastisch.
17\. II. Epinastie überaus deutlich, etwas stärker als im vorigen Versuche nach derselben Zeit.
21\. II. Versuch photographiert. Taf. II, Fig. 9.

III.

22\. I. Zweiblätterige Pflanze ruhend aufgestellt. Um das Vorderlicht auszuschließen, wird über die Pflanze ein oben offener Zylinder aus schwarzem Papier gestülpt, der die Blätter etwas überragt. Die Pflanze wird somit ausschließlich vom Oberlichte getroffen. Da die vertikal stehenden Blätter annähernd parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen orientiert sind, genießen sie nur ein Minimum des einstrahlenden Lichtes.
3\. II. Beide Blätter völlig vertikal.
5\. II. Das längere Blatt an der Spitze schwach epinastisch, das kürzere völlig vertikal.
17\. II. Keine Spur einer epinastischen Krümmung erkennbar.
19\. II. Beide Blätter an der Spitze äußerst schwach epinastisch.
23\. II. Im wesentlichen unverändert.
25\. II. Das längere Blatt (derzeit 33 *cm*) zeigt an der Spitze äußerst schwache Epinastie; das kürzere Blatt (Länge 24 *cm*) ist völlig vertikal.

IV.[1]

25\. IV. Einer im Dunkeln gezogenen Pflanze wird ein Blatt abgeschnitten und nur eines belassen, worauf sie im Lichte um eine vertikale Achse rotiert wird. Ober- und Unterseite genießen in diesem Falle gleich viel Licht im Gegensatze zu dem Rotationsversuch II, bei welchem die Blattunterseiten jedenfalls im Lichtgenusse bevorzugt waren.
30\. IV. Das Blatt ist bereits deutlich epinastisch geworden.

Wie aus Versuch III hervorgeht, kann die Ausbreitung und bogenförmige Krümmung der Blätter nicht auf ein negativ

[1] Dieser, wie ich glaube, sehr wichtige Versuch wurde mehrfach wiederholt, stets mit gleichem Erfolg.

heliotropisches Verhalten derselben gegenüber dem Oberlichte zurückgeführt werden. Dagegen könnte allerdings der Einwand geltend gemacht werden, daß die Intensität des die Blätter treffenden Lichtes im Versuche zu gering war, um eine negativ heliotropische Krümmung auszulösen. Eine Verstärkung des Oberlichtes wäre nur in der Weise durchführbar gewesen, daß der Durchmesser des die Pflanze umgebenden Zylinders vergrößert worden wäre, wodurch sich aber der Einfluß des Seitenlichtes, dessen Intensität gleichfalls gestiegen wäre, störend bemerkbar gemacht hätte. Die Wirkungsweise des Oberlichtes mußte sich aber auch aus dem Vergleiche des Verhaltens ergeben, welches Pflanzen erkennen ließen, die im Gesamtlichte gezogen wurden, gegenüber solchen, welche ausschließlich im Genusse des Vorderlichtes standen. Aus dem Vergleiche der Versuche I und II geht nun hervor, daß die Blattkrümmung bei Ausschluß von Oberlicht keineswegs einen geringeren Grad erreichte, daß diese mithin nicht auf ein negativ heliotropisches Verhalten der Blattoberseite zurückgeführt werden kann. Daß die Bogenkrümmung in Versuch II sogar eine stärkere war als in I, erklärt sich wohl hinreichend daraus, daß die Blätter im letzteren Experimente ihre Schmalseite dem stärksten Lichte zuwandten, während bei dem rotierenden Exemplare sämtliche Blattunterseiten vom Vorderlichte gleich stark getroffen wurden. Aus diesem Versuche könnte der Schluß gezogen werden, daß die Blattkrümmung auf positivem Heliotropismus beruht, da infolge der Rotation die Blattunterseiten gegenüber der morphologischen Oberseite im Lichtgenusse begünstigt waren und tatsächlich die stärker beleuchtete Unterseite konkav gegen das Licht krümmten. Die Entscheidung der Frage bringt Versuch IV, der unzweifelhaft beweist, daß sich die Oberseite des Blattes auch in dem Falle konvex krümmt, wo beide Blattflächen genau gleich intensiv beleuchtet werden. Ein Organ aber, das sich bei allseits gleicher Beleuchtung stets in einem bestimmten Sinne krümmt, wird als photonastisch bezeichnet. Die Photonastie oder — da stets die Oberseite zur konvexen wird — genauer Photoepinastie der Blätter findet überdies darin ihre Bestätigung, daß — eine entsprechende Lichtintensität vorausgesetzt — die Krümmung stets in gleicher Weise erfolgt, ob die Unter- oder

die Oberseite oder auch die Blattkante dem stärkeren Lichte exponiert ist.

Um das Verhalten anderer Monokotyler im Lichte kennen zu lernen, wurden noch folgende Versuche aufgestellt.

Hyacinthus candicans.

V.

24. IV. Die Pflanze rotiert im Lichte um vertikale Achse. Höhe (*h*) 23 *mm*.
30. IV. Das erste Blatt beginnt sich zu entfalten; nahezu vertikal, nur eine Spur hyponastisch.
1. V. *h* = 85 *mm*.
5. V. *h* = 150 *mm*. Sämtliche Blätter entfalten sich.
11. V. *h* = 300 *mm*. Blätter stark epinastisch, jedoch schwächer als im folgenden Versuche.
15. V. Versuch photographiert. Taf. III, Fig. 11.
19. V. Länge der ersten drei aufeinanderfolgenden Blätter: 410 *mm*, 500 *mm*, 500 *mm*.
29. V. Länge der ersten vier Blätter: 470 *mm*, 660 *mm*, 600 *mm*, 660 *mm*.
2. VI. Länge der ersten vier Blätter: 480 *mm*, 730 *mm*, 645 *mm*, 740 *mm*.

VI.

24. IV. Die Pflanze rotiert im Lichte um horizotale Achse. Höhe der Pflanze 14 *mm*.
30. IV. Stark hyponastisch.
1. V. *h* = 70 *mm*. Deutliche Hyponastie. Die Krümmung verläuft derart, daß die Konkavität des Triebes nach vorne und gegen links (in Bezug auf das äußere, die übrigen Blätter umschließende Blatt) gerichtet ist. Vielleicht wird die Krümmung durch die Hyponastie der jüngeren Blätter beeinflußt.
5. V. *h* = 142 *mm*. Beginn der Blattentfaltung.
11. V. *h* = 280 *mm*. Blätter stark im Sinne einer Epinastie gekrümmt.

15. V. Die Blattkrümmung unvergleichlich stärker als im vorigen Versuche. Taf. III, Fig. 10.
19. V. Länge der ersten drei aufeinanderfolgenden Blätter: 400 *mm*, 410 *mm*, 420 *mm*.
29. V. Länge der ersten vier aufeinanderfolgenden Blätter: 480 *mm*, 560 *mm*, 540 *mm*, 540 *mm*.
2. VI. Länge der ersten vier aufeinanderfolgenden Blätter: 500 *mm*, 600 *mm*, 640 *mm*, 660 *mm*.

Hyacinthus orientalis.

VII.

3. II. Ein im Dunkeln getriebenes Exemplar ruhend im Lichte aufgestellt.
17. II. Sämtliche Blätter mit Ausnahme der beiden jüngsten an der Basis deutlich nach außen gekrümmt; an der Spitze zum Teil hyponastisch.
21. II. Versuch photographiert. Taf. II, Fig. 5.

VIII.

3. II. Wasserkultur ruhend im Lichte aufgestellt.
17. II. Blätter an ihrer Basis nach außen gekrümmt, sonst gerade oder im obersten Teile schwach hyponastisch.
4. III. Blattkrümmung verstärkt, sonst unverändert.

Eine große Anzahl von Topf- und Wasserkulturen von Hyazinthen, deren Verhalten im Lichte ich genauer verfolgte, ergab stets dasselbe Resultat.

IX.

7. I. Eine im Dunkeln angetriebene Pflanze rotiert im Lichte vertikal um ihre eigene Achse.
14. I. Beginn der Blattentfaltung.
27. I. Alle Blätter krümmen sich an der Basis nach außen, während sie im oberen Teile ziemlich stark hyponastisch gekrümmt sind.
5. II. Im wesentlichen unverändert.

Eine nur im Lichte auftretende, im Sinne einer Epinastie verlaufende Blattkrümmung konnte noch bei folgenden Pflanzen beobachtet werden: *Clivia, Imatophyllum, Agapanthus, Ophiopogon, Narcissus, Galanthus.* Die Stärke der Krümmung hängt wohl auch mit der Wachtumsintensität der Blätter zusammen. Während die Blätter meiner im Lichte kultivierten *Galanthus*-Exemplare miteinander einen Winkel von zirka 30° bildeten, sind die Blätter von Freilandexemplaren oft so stark gekrümmt, daß sie miteinander einen Winkel von 180° einschließen.

Bei den Monokotylen mit radiären oder isolateralen Blättern vom Typus *Iris* war im Lichte niemals eine andere als heliotropische Krümmung nachweisbar. Aus der Tatsache, daß die bandförmigen Monokotylenblätter sich im Lichte stets und unabhängig von dessen Einfallsrichtung nach außen krümmen, die Oberseite also der Gegenseite im Wachstum vorauseilt, ergibt sich unzweifelhaft, daß diese Blattkrümmungen ebenso wie bei *Amaryllis* auf Photoepinastie zurückzuführen sind. Die Photoepinastie stellt demnach jedenfalls einen der wichtigsten Faktoren für das Zustandekommen der Lichtlage bandförmiger Monokotylenblätter vor. Auf die Frage, ob und wie sie sich mit anderen orientierenden Kräften kombiniert, will ich im letzten Abschnitte eingehen. Bezüglich des Verlaufes der Photonastie sei nur hervorgehoben, daß bei allen sich bogenförmig krümmenden Blättern stets beobachtet werden konnte, daß die photonastische Krümmung in einem bestimmten Entwicklungsstadium, und zwar immer an der Blattspitze, also in einem nahezu ausgewachsenen Blattteile ihren Anfang nimmt und allmählich in basipetaler Richtung fortschreitet, mithin demselben Gesetze folgt, welches Schwendener und Krabbe für die Torsionen, Rothert für die helio- und geotropische Krümmung aufstellte. Anders scheinen sich die Pflanzen zu verhalten, deren gerade oder an der Spitze schwach hyponastische Blätter sich schon von der Basis an in schräger Richtung nach außen neigen, wie z. B. *Hyacinthus orientalis.* Da ich erst zu spät auf dieses abweichende Verhalten aufmerksam wurde, meine Beobachtungen hierüber infolgedessen nur spärlich sind, will ich einstweilen auf diesen Gegenstand nicht näher eingehen.

Im Laufe meiner Versuche kam ich überhaupt immer mehr zu der Überzeugung, daß es zunächst erforderlich ist, die Photonastie der Blätter eingehender, als es bisher geschehen ist, zu studieren, ehe das Problem des Zustandekommens der Lichtlage befriedigend gelöst werden kann. Es ist weder die Verbreitung der Erscheinung hinreichend bekannt, noch ist das Wesen derselben hinlänglich erforscht. Ich habe bisher in der üblichen Weise zwischen heliotropischer und photonastischer Krümmung unterschieden, doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß sich die photonastische Krümmung auf eine Form der heliotropischen zurückführen läßt.

Es wurde bereits oben gezeigt, daß sowohl der Ober- als auch der Unterseite monokotyler Blätter positiver Heliotropismus zukommt. Nach unseren Erfahrungen ist anzunehmen, daß die heliotropische Empfindlichkeit auch bei hohen Lichtintensitäten erhalten bleibt. Ist dies der Fall, so muß eine positiv heliotropische Krümmung der Blattoberseite der Photoepinastie — ich behalte einstweilen diesen Terminus bei — entgegenwirken, während positiver Heliotropismus der Blattunterseite eine Verstärkung derselben bewirken muß. Orientiert man nun eine *Amaryllis* derart, daß die gemeinsame Medianebene der Blätter senkrecht gegen die Ebene eines Fensters gerichtet ist, so zeigt tatsächlich das vordere auf seiner Rückseite vom Lichte getroffene Blatt eine weitaus stärkere Krümmung als das gegenüberstehende, oberseits stärker beleuchtete Blatt. Auch die Tatsache, daß auf der Unterseite beleuchtete Blätter in der Medianebene stärker gekrümmt erscheinen als solche, deren Kanten intensiver als die Fläche beleuchtet sind, macht es wahrscheinlich, daß der positive Flächenheliotropismus eine Rolle bei der Krümmung in intensivem Lichte spielt.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß die Blattkrümmung der Monokotylen ausschließlich durch positiven Heliotropismus bewirkt wird.[1] Die Annahme, daß ein morphologisch dorsiventrales Blatt sich auch physiologisch dorsiventral verhält,

[1] Ich sehe bei dem folgenden Erklärungsversuch von Gewebespannung, Schwerkraftswirkung und anderen Faktoren, welche die Krümmung beeinflussen und komplizieren, völlig ab.

ist sehr naheliegend. Denken wir uns nun die Blattunterseite bedeutend stärker positiv heliotropisch als die Oberseite, so lassen sich leicht die Blattkrümmungen auch ohne Zuhilfenahme einer Photonastie erklären.

Wird eine Blattunterseite beleuchtet, so findet infolge des positiven Heliotropismus eine Krümmung zum Lichte statt. Daß ein solches Blatt jedoch nicht seine Gleichgewichtslage findet, wenn es in die Richtung der Lichtstrahlen kommt, kann auf der ungleichen heliotropischen Empfindlichkeit beider Blattseiten beruhen, was bereits an anderer Stelle (siehe p. 50) näher auseinandergesetzt wurde.

Ist die Blattoberseite gegen die Lichtquelle gewendet, so wird die Blattkrümmung je nach der gleichzeitigen Beleuchtung der Blattunterseite verschieden groß sein. Der Krümmungseffekt hängt von der heliotropischen Differenz der beiden Blattseiten ab, d. h. es kann die heliotropische Krümmung der Blattunterseite kleiner, gleich oder größer sein als die der Gegenseite; demzufolge wird sich das Blatt mit der Oberseite (konkav) gegen die Lichtquelle wenden, eine aufrechte Lage einnehmen oder sich vom Lichte wegwenden (Oberseite konvex).[1] Alle diese Möglichkeiten waren tatsächlich in den Versuchen realisiert. Wurde ein *Amaryllis*-Blatt im heliotropischen Kasten mit seiner Oberseite parallel zum Spalt so orientiert, daß dabei die Intensität des die Rückseite treffenden Lichtes gleich Null gesetzt werden kann, so krümmte sich das Blatt mit der Oberseite konkav gegen den Spalt.[2] Wurde eine Pflanze im starken diffusen Lichte so orientiert, daß die Blattoberseite gegen das stärkere Licht gewendet war, während die Unterseite durch lose angebundenes schwarzes Papier annähernd verdunkelt wurde, so blieb das Blatt aufrecht oder es bildete die Blattoberseite einen nur schwach konvexen Bogen. Wurde hingegen das Blatt um 180° gewendet und statt der Unterseite die Oberseite von schwarzem Papier bedeckt, so trat eine auffallend starke Konvexkrümmung der Blattoberseite ein. Wird endlich

---

[1] Vergl. Pfeffer (X, p. 291).

[2] Es bleibt allerdings zu untersuchen, ob ein Blatt sich auch dann so verhält, wenn die Blattunterseite völlig verdunkelt wird, während die Oberseite kräftiger Beleuchtung ausgesetzt wird.

Ober- und Unterseite des Blattes in gleicher Weise beleuchtet, wie es bei Rotation um die eigene Achse der Fall ist, so müßte stets die heliotropische Krümmung der Blattunterseite überwiegen, was auch durch das Experiment bestätigt wird (vergl. Versuch IV, p. 68).

Ich will mit diesen Ausführungen nur die Möglichkeit betonen, daß die Photonastie der Blätter auf positiven Heliotropismus zurückgeführt werden kann;[1] zu einem Beweise reichen meine wenigen Versuche nicht hin. Diese Möglichkeit ist übrigens nicht die einzig denkbare. Sämtliche oben angeführte Krümmungserscheinungen der Blätter lassen sich unschwer auch durch die Annahme erklären, daß die Blattoberseite negativ, die Unterseite positiv heliotropisch ist, eine Annahme, der bereits Wiesner durch eine große Reihe von Beobachtungen und Experimenten Wahrscheinlichkeit verlieh.

Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß der so oft gebrauchte Terminus »Photonastie« keineswegs hinreichend präzisiert ist. Ich behalte mir vor, spezielle Versuche über diesen Gegenstand anzustellen.

Torsionen.

Unter den Torsionen monokotyler Blätter erregten hauptsächlich jene Fälle das Interesse des Physiologen, bei welchen erst durch die sich im Laufe der Entwicklung regelmäßig einstellende Drehung die normale Blattlage erreicht wird, wie es z. B. bei *Alstroemeria* und einer Reihe anderer Pflanzen der Fall ist. Über dieses eigentümliche Verhalten wurden bereits mehrfach spezielle Untersuchungen angestellt,[2] weshalb ich hier nicht näher darauf eingehe.

Es gibt aber auch noch andere regelmäßig in einem bestimmten Entwicklungsstadium auftretende Torsionen, welche mit der Blattlage in keiner Beziehung stehen. So führt z. B. Kerner in seinem »Pflanzenleben« (I. Band, p. 398) eine

---

[1] In ähnlicher Weise führt auch Wiesner die Photonastie auf ungleiche heliotropische Krümmungsfähigkeit oder auf ungleichseitiges Wachstum heliotropisch empfindlicher Organe zurück (XXIV, p. 298, Anmerkung).

[2] Literatur bei Goebel, Organographie, p. 495.

Reihe von Pflanzen mit bandförmigen Blättern an, welche er bezeichnend als Schraubenblätter zusammenfaßt, da sie stets schraubenförmig gedreht erscheinen. Bald lassen sie nur $^1/_2$ bis 1 Schraubengang erkennen, wie *Phormium tenax*, *Asphodelus albus* und Narzissen, bald zeigen sie 2 bis 3 volle Umdrehungen wie *Typha angustifolia* und gewisse *Allium*-Arten. In seltenen Fällen — bei *Sternbergia Clusiana* und *stipitata* — zählte Kerner sogar 3 bis 6 Schraubengänge.

Die Zahl derartiger Monokotylen ließe sich leicht vermehren. Ich verfolgte nur das Verhalten der Narzissen etwas eingehender und fand, daß in einem gewissen Entwicklungstadium sämtliche Blätter meiner Versuchspflanzen sowohl im Dunkeln als auch im Lichte stets im gleichen Sinne, und zwar von links nach rechts tordierten; dabei war es gänzlich belanglos, ob ursprünglich die Ober- oder Unterseite oder eine Kante dem Lichte zugekehrt war. War z. B. eine Topfpflanze so gegen das Licht orientiert, daß die gemeinsame Medianebene der Blätter parallel zur Ebene des Fensters stand, mithin die eine Hälfte der Blätter ihre linke, die andere ihre rechte Kante dem Lichte zuwendete, so richteten bei eintretender Torsion diese ihre Oberseite, jene ihre Unterseite gegen das Licht. (Taf. I, Fig. 2.) Ich beobachtete überdies eine große Individuenzahl mehrerer Narzissenarten *(N. poeticus, N. Jonquilla)* im Freien unter den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen, fand aber niemals eine Ausnahme bezüglich der eingeschlagenen Torsionsrichtung. Daraus erhellt, daß das Licht in diesen Fällen weder auf das Zustandekommen einer Torsion, noch auf die Richtung derselben Einfluß nimmt.

Herr Hofrat Wiesner hatte die Güte, mir einen ähnlichen Fall mitzuteilen, den er an einer *Allium*-Art aus der Verwandtschaft von *Allium Porrum*, welche massenhaft in den Weingärten in der Umgebung von Miramare bei Triest auftrat, wahrscheinlich *Allium Ampeloprasum* beobachtete. Auch hier war die Torsionsrichtung der Blätter, obgleich gegen hundert Individuen daraufhin untersucht wurden, stets konstant, und zwar entgegengesetzt der Richtung des Uhrzeigers.

Ich habe zwar Narzissen bei Ausschluß der Schwerkraftswirkung nicht untersucht, glaube jedoch, daß von vorneherein

in solchen Fällen, wo Torsionen sowohl im Dunkeln als auch unter den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen stets in gleichem Sinne verlaufen, an der spontanen Natur derselben nicht zu zweifeln ist. Denn daß diese Torsionen eine Wirkung der Schwerkraft darstellen, ist mindestens höchst unwahrscheinlich, da sich dieselbe infolge der hemiorthotropen Lage der Blätter auf die symmetrischen Laminarhälften in gleicher Weise äußern dürfte, so daß kein Torsionsmoment auftreten kann.

Diese in einem gewissen Entwicklungsstadium regelmäßig auftretenden, wahrscheinlich spontanen Blattdrehungen bieten natürlich für das Studium der Lichtlage weniger Interesse als solche Torsionen, welche Blätter, die in eine abnorme Lage zum Lichte gebracht wurden, ausführen, um ihre normale Orientierung zu demselben zu gewinnen.

Derartige Torsionen sind unter normalen Verhältnissen bei den in der vorliegenden Untersuchung behandelten, verhältnismäßig stumpf reagierenden Monokotylen jedenfalls in viel untergeordneterer Weise an der Gewinnung der fixen Lichtlage beteiligt, als bei Dikotylen, wo sie bekanntlich überaus häufig die Lage der Blätter beeinflussen. Unter Umständen jedoch greifen regelmäßig auch Torsionen in die Orientierungsbewegungen der Monokotylenblätter ein. Ein solcher Fall muß z. B. dann eintreten, wenn die Blätter infolge ihres Kantenheliotropismus aus ihrer Infoliationsebene gebracht wurden. Derartige Blätter können eine so energische Sichelkrümmung erfahren, daß die konvexe Kante zum Teil nach oben zu liegen kommt; sie müssen sich demnach, um ihre normale Orientierung zu erreichen, so weit drehen, bis ihre Oberseite nach oben gerichtet ist, womit die normale hemiorthotrope Lage erreicht wird und sie wieder in den Genuß des Oberlichtes kommt.

Über das Zustandekommen solcher Orientierungstorsionen gehen die Anschauungen der einzelnen Forscher weit auseinander, worauf ich jedoch hier nicht näher einzugehen brauche, da dieser Gegenstand in neuerer Zeit von Schwendener und Krabbe ausführlich dargestellt wurde.

Obgleich ich über diesen Gegenstand eine große Anzahl von Versuchen durchführte, will ich mich darüber doch ganz

kurz fassen, da meine bisherigen einschlägigen Beobachtungen zu einer vollkommen befriedigenden Lösung dieser Frage bezüglich der untersuchten Monokotylen nicht ausreichen.

Ich will vorläufig nur konstatieren, daß die Blatttorsionen jedenfalls auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden können. Legt man eine *Amaryllis* mit entsprechend langen, vertikal stehenden Blättern derart horizontal, daß die gemeinsame Medianebene der Blätter gleichfalls wagrecht zu liegen kommt, so beobachtet man, daß die Blätter augenblicklich in der Weise tordieren, daß sie ihre Oberseiten nach oben zu wenden bestrebt sind. Die mit ihrer rechten Flanke nach oben gerichteten Blätter drehen sich mithin von links nach rechts, die entgegengesetzt orientierten von rechts nach links. Wendet man den Topf um 180°, so erfolgt die Torsion im entgegengesetzten Sinne, so daß wieder die Oberseite sich zenithwärts zu drehen strebt. Daraus erhellt, daß diese Torsion durch eine Lastwirkung verursacht wird, welche auf die ungleiche Verteilung der Blattsubstanz zurückzuführen ist. Läßt man nun eine solche Pflanze in der horizontalen Lage stehen, so bleibt nach zirka 24 Stunden die Torsion erhalten, selbst wenn man jetzt den Topf um 180° wendet; die Torsion ist offenbar durch Wachstum fixiert worden. Man könnte sie in Analogie zu einem von Wiesner geschaffenen Terminus (XXIII) als vitale Lasttorsion bezeichnen.

Lastwirkung allein vermag jedoch den ganzen Verlauf der Torsion nicht zu erklären. Beobachtet man nämlich im diffusen Oberlichte eine in der oben bezeichneten Weise horizontal gelegte Pflanze durch einige Tage hindurch, so bemerkt man, daß sich ihre Blätter zufolge ihres Kantengeotropismus in mehr oder minder starkem Maße aufrichten, während sie sich gleichzeitig photonastisch nach außen krümmen. Dabei nimmt die Blatttorsion solange zu, bis die Blattoberseite genau zenithwärts orientiert ist. Diese Verstärkung der Torsion kann kaum mehr der Lastwirkung zugeschrieben werden.

Aber auch aus einem zweiten Versuche erhellt, daß bei den Torsionen der monokotylen Blätter noch andere Ursachen im Spiele sein können. Wenn man ein im Dunkeln getriebenes

Exemplar von *Amaryllis vittata* im Lichte um seine eigene Achse horizontal rotieren läßt, so werden die Blätter, wie vorauszusehen, photonastisch, führen dabei aber, wie zu erwarten, keinerlei Torsionen aus. Bedeckt man jedoch die eine Blatthälfte auf ihrer Unterseite durch lose aufgelegtes schwarzes Papier, so stellt sich bald eine Drehung des Blattes ein, welche vermutlich auf die ungleiche Lichtwirkung zurückzuführen ist. Trotzdem möchte ich diese Torsion nicht als eine heliotropische bezeichnen, neige vielmehr der Ansicht zu, daß sie die Folge der auf beide Blatthälften ungleich stark einwirkenden Photonastie ist, womit natürlich die Existenz heliotropischer Torsionen überhaupt, auf deren Wirksamkeit bereits Wiesner, Vöchting u. a. aufmerksam machten und deren Existenz später von Schwendener und Krabbe eingehend erwiesen wurde, nicht geleugnet werden soll. Leider mußten meine Versuche über dieses Thema infolge vorgeschrittener Jahreszeit abgebrochen werden, so daß die erwähnten Ergebnisse nur als vorläufige gelten können.

Das Zustandekommen der fixen Lichtlage.

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten das Verhalten einiger Monokotylenblätter gegenüber den hauptsächlich in Betracht kommenden Orientierungsursachen untersucht wurde, ist es möglich, eine Vorstellung über das Zustandekommen der fixen Lichtlage dieser Blätter zu gewinnen.

Zunächst ist zu unterscheiden zwischen dem Verhalten aphotometrischer und photometrischer Monokotylenblätter. Zu den ersteren, welche nach Wiesner (XX) dadurch charakterisiert sind, daß ihre Lage — mithin auch ihre Lage zum Lichte — von diesem nicht beeinflußt wird, gehören u. a. die Blätter im Lichte getriebener Zwiebeln von *Allium Cepa*[1] und *Iris*. Die Lage derselben ist allein durch innere Wachstumsursachen und durch Gravitationswirkungen bedingt. Ihrem aphotometrischen

[1] Daß aphotometrische Blätter bei einseitiger Beleuchtung Spuren von Heliotropismus zeigen können, wie es bei *Allium*-Blättern der Fall ist, führt auch Wiesner a. a. O. an.

Charakter entsprechend weisen sie einen radiären oder isolateralen Bau auf.

Die Blätter sämtlicher übrigen untersuchten Monokotylen sind in Beziehung auf ihre Lichtlage als panphotometrisch zu bezeichnen, indem sie zwar auf das Licht in irgend einer Weise reagieren, sich dabei aber nicht senkrecht zur Richtung des stärksten Lichtes stellen, dem intensivsten Lichte vielmehr durch ihre Lage ausweichen. Den einfachsten Fall repräsentieren die in ausgezeichneter Weise heliotropisch empfindlichen Rundblätter von *Allium schoenoprasum.* Zu den bereits oben genannten orientierend wirkenden Ursachen kommt bei diesen noch die Lichtwirkung hinzu, welche sich in einer heliotropischen Blattkrümmung äußert. Kommt die einseitige Wirkung des Lichtes nicht zur Geltung, was auf dem natürlichen Standorte dieser Pflanze häufig der Fall sein dürfte, dann nähern sich diese Blätter in Bezug auf ihr Verhalten bei Erreichung ihrer Lage zum Lichte dem oben angeführten Typus aphotometrischer Blätter.

Die Blätter vom Typus der *Hyacinthe* stellen sich auch bei allseitig gleicher Beleuchtung schräg nach außen, so daß ihre Blattlamina mit der Vertikalen nur einen kleinen Winkel einschließt; infolgedessen genießen die Blätter nur einen Bruchteil des diffusen Zenitlichtes, welches nach den Untersuchungen Wiesners das Vorderlicht beträchtlich an Intensität übertrifft. Aber auch dieses können sie infolge ihrer Lage nicht voll ausnützen, so daß ihnen nur ein geringer Teil des gesamten zur Verfügung stehenden Lichtes nutzbar ist. Ihrem Verhalten dem Lichte gegenüber entspricht auch ihr anatomischer Bau, welcher sich dem isolateralen oder radiären nähert (VII).

Eine viel weitergehende Lichtökonomie weisen die Monokotylen vom Typus *Clivia* (*Agapanthus*, *Imatophyllum* etc.) auf. Auch diese Blätter müssen als panphotometrisch bezeichnet werden. Indem sie sich aber in ihrer Medianebene bogenförmig krümmen, stehen sie mit einem Teile der Lamina im Genusse des Zenithlichtes, während der übrige Blatteil eine sehr günstige Stellung zum Vorderlichte einnimmt. Solche Blätter, welche bereits eine mehr oder minder weitgehende Annäherung an einen dorsiventralen Bau aufweisen, vermitteln den Über-

gang zu den euphotometrischen Monokotylenblättern, bei welchen die Lichtökonomie den höchsten Grad erreicht.

Während die Stellung aphotometrischer Blätter vom Lichte unbeeinflußt ist, übernimmt dieses bei der Orientierungsbewegung panphotometrischer Blätter jedenfalls eine wichtige Rolle. Es erübrigt nur noch zu untersuchen, ob auch andere orientierend wirkende Ursachen an der schließlichen Blattstellung Anteil haben, mit anderen Worten, ob dieselbe Blattlage erreicht wird, wenn die Lichtwirkung allein oder in Kombination mit anderen Bewegungsursachen zur Geltung kommt.

Zunächst läßt sich der sichere Nachweis erbringen, daß der negative Geotropismus der Blätter imstande ist, die Photonastie wesentlich zu beeinflussen. Einen instruktiven Beleg hiezu liefern die mit *Hyacinthus candicans* angestellten Versuche II und III, welche bereits oben (siehe p. 70) mitgeteilt wurden. Während bei gleichzeitigem Einfluß von Schwere und Licht die Blätter mit der Vertikalen einen Winkel von zirka 30° bildeten, vergrößerte sich dieser bei Ausschluß einseitiger Schwerkraftswirkung infolge der nun allein wirksamen Photonastie fast auf 180° (siehe Taf. III, Fig. 10).

Noch deutlicher tritt die Kombinationswirkung bei anfänglich abnorm gelagerten Blättern zu tage. Wird eine Pflanze *(Amaryllis)* im Dunkeln horizontal gelegt, so richten sich die Blätter in kurzer Zeit vertikal auf, gleichgültig ob ursprünglich die Blattober- oder Unterseite zenithwärts orientiert war. Wird hingegen derselbe Versuch im Lichte durchgeführt, so richten sich jene Blätter, welche ihre Unterseite nach oben wenden, energisch auf, wobei sie sich gleichzeitig stark photonastisch krümmen; die mit der Oberseite aufwärts gewendeten Blätter erheben sich hingegen in der Regel nur wenig über die Horizontale. Im ersten Falle summieren sich Photonastie und negativer Geotropismus in ihren Wirkungen, während im letzteren die beiden Bewegungsursachen einander entgegenwirken.[1] Nur jugendliche, noch kräftig wachsende Blätter vermögen sich auch dann beträchtlich zu erheben, wenn ihre Oberseite zenithwärts

[1] Wahrscheinlich macht sich bei dieser Orientierung auch das Blattgewicht stärker bemerkbar.

gerichtet ist, da in diesem Stadium die photonastische Gegenwirkung fehlt oder noch gering ist. Das verschiedene Verhalten derartiger Blätter ist am deutlichsten aus Fig. 13 auf Tafel III zu erkennen.

Werden Pflanzen derart im Lichte horizontal gestellt, daß die Blattkanten nach oben orientiert sind, so richten sich die Blätter infolge ihres negativen Kantengeotropismus auf, während sie sich in ihrer Medianebene photonastisch krümmen.

In ähnlicher Weise läßt sich der Beweis erbringen, daß auch Photonastie und Heliotropismus eine kombinierte Wirkung hervorrufen können. Während im schwachen Lichte Kantenheliotropismus allein zur Geltung kommt, weichen die Blätter im kräftigen Lichte gleichzeitig infolge Photonastie auseinander. Orientiert man die Pflanze hingegen so zur Lichtquelle, daß Photonastie und Heliotropismus in derselben Ebene zur Wirkung gelangen, dann krümmt sich ein Blatt, welches seine Unterseite dem Lichte zukehrt, sehr beträchtlich gegen das Licht (Versuche wurden mit *Amaryllis* und *Narzissus* angestellt), während ein auf seiner Oberseite beleuchtetes Blatt je nach der herrschenden Lichtintensität eine schwach positiv heliotropische oder eine geringe photonastische Krümmung aufweist (Taf. I, Fig. 1).

Da, wie ich glaube, durch diese Beobachtungen der Nachweis erbracht ist, daß die einzelnen orientierend wirkenden Ursachen mit einander in Kombination treten können, ist es zumeist leicht, darüber Rechenschaft zu geben, wie in einem speziellen Falle die Lichtlage monokotyler bandförmiger Blätter zu stande kommt.

Ich will als Beispiele drei der einfachsten Fälle, welche an natürlichen Standorten am häufigsten realisiert sein dürften, in Kürze besprechen. Ich denke dabei an Monokotyle mit zweizeilig angeordneten Blättern.

1. Zenithlicht überwiegend, Vorderlicht allseits annähernd von gleicher Intensität. Die Blätter krümmen sich im Medianus infolge Photonastie. Je mehr die Intensität des Vorderlichtes zunimmt, desto mehr wird die photonastische Krümmung durch den positiven Heliotropismus der Blatt-

unterseite verstärkt, während sie durch den in gleicher Ebene wirkenden negativen Geotropismus vermindert wird.

2. Überwiegend einseitige Beleuchtung. Die gemeinsame Medianebene der Blätter fällt mit der Einfallsebene des Lichtes zusammen. Die unterseits stärker beleuchteten Blätter verhalten sich so wie im vorigen Falle. Die Krümmung der Blätter, welche ihre Oberseite dem stärkeren Lichte zuwenden, wird hingegen, sowohl durch negativen Geotropismus als auch durch positiven Heliotropismus der Blattoberseite beeinträchtigt.

3. Überwiegend einseitige Beleuchtung. Gemeinsame Medianebene der Blätter normal zur Ebene des Lichteinfalls. Die Blätter werden infolge positiven Kantenheliotropismus aus ihrer Insertionsebene gebracht. Die Größe des heliotropischen Effektes wird durch die antagonistische Wirkung des negativen Geotropismus vermindert. Die Blätter werden nun, hinreichende Lichtintensität vorausgesetzt, photonastisch und tordieren in der Weise, daß sich das am linken Rande vom Lichte getroffene Blatt von rechts nach links, das gegenüber inserierte Blatt hingegen von links nach rechts dreht, wodurch sämtliche Blätter ihre Oberseite zenithwärts wenden. Die Torsion selbst ist wahrscheinlich entweder eine Lastwirkung oder die Folge einer auf beide Blatthälften ungleich starken photonastischen Krümmung. (Einen ähnlichen Fall zeigt Taf. I, Fig 4.)

Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, daß wir, gestützt auf die aus den Versuchen gewonnenen Resultate, die Lichtstellung der untersuchten Monokotylenblätter, wie ich glaube, in befriedigender Weise erklären können, wenn wir sie auf eine Kombination von Photonastie, positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus zurückführen, wobei jedoch der erstgenannten Orientierungsursache die Hauptrolle zufällt. In keinem Falle sind wir genötigt, zur Erklärung der Lichtlage die ausschließliche Wirkung oder auch nur die Beteiligung des Transversalheliotropismus oder — allgemeiner ausgedrückt — einer spezifischen Reaktionsweise der Blätter gegenüber dem Lichte anzunehmen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Blätter der untersuchten Monokotylen sind, wenn überhaupt, stets positiv heliotropisch. Negativer Heliotropismus konnte auf experimentellem Wege niemals mit Sicherheit nachgewiesen werden.

2. Die bandförmigen Monokotylenblätter von Typus *Clivia* zeigen eine heliotropische Krümmung, sowohl wenn ihre Ober- oder Unterseite, als auch wenn ihre Flanke vom Lichte getroffen wird. Im ersteren Falle steht die Ebene der heliotropischen Krümmung senkrecht auf der Blattebene (Flächenheliotropismus), im letzteren erfolgt hingegen eine Sichelkrümmung des Blattes, wie sie bereits Wiesner in einigen Fällen nachweisen konnte, indem die Ebene der heliotropischen Krümmung mit der Blattebene zusammenfällt (Kantenheliotropismus). Unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen macht sich der letztere häufig dadurch geltend, daß er die Blätter — zunächst bei zweizeiliger Anordnung — aus ihrer Insertionsebene heraus in günstigere Beleuchtungsverhältnisse bringt.

3. Sämtliche Monokotylenblätter sind stets, sowohl im Dunkeln als auch im Lichte, bisweilen in auffallend starkem Maße *(Allium)* negativ geotropisch. Die bandförmigen Blätter zeigen je nach ihrer Orientierung Flächen- beziehungsweise Kantengeotropismus.

4. Vaginalblätter hemmen in gewissen Fällen (Narzisse) in mehr oder minder starkem Maße die heliotropische, beziehungsweise geotropische Krümmung der von ihnen eingeschlossenen Blatteile.

5. Flächenförmige Monokotylenblätter werden bei der Kultur im Dunkeln häufig hyponastisch, bisweilen in so hohem Grade, daß sich die Blattunterseiten nach oben kehren *(Amaryllis)*.

6. Die im Lichte, namentlich bei bandförmigen Monokotylenblättern, auffallende Bogenkrümmung der Blätter beruht auf Photonastie, genauer Photoepinastie. Weitere Untersuchungen müssen jedoch zeigen, ob dieselbe als Orientierungsursache sui generis aufzufassen ist, oder ob sie auf eine

Erscheinungsform des Heliotropismus zurückgeführt werden kann.

7. Die Torsionen der Monokotylenblätter sind spontan oder paratonisch. Letztere können auf einer Lastwirkung beruhen (vitale Lasttorsionen) oder durch ungleiche Beleuchtung beider Blatthälften hervorgerufen werden. Andere Torsionsursachen wurden bisher noch nicht näher untersucht.

8. Die Lage aphotometrischer Blätter zum Lichte wird durch spontane und geotropische Krümmungen bedingt. Am Zustandekommen der fixen Lichtlage panphotometrischer, meistens bandförmiger Blätter sind verschiedene Orientierungsursachen beteiligt, und zwar in erster Linie Photoepinastie, positiver (Flächen- und Kanten-) Heliotropismus sowie negativer Geotropismus. Die Annahme eines Transversalheliotropismus ist zur Erklärung der fixen Lichtlage dieser Blätter unnötig.

Literaturnachweis.

I. Darwin Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von J. C. Carus. Stuttgart, 1881.

II. — Fr., On the power possessed by leaves of placing themselves at right angles to the direction of incident light. Extr. f. the Linn. Soc. Journ. Bot. XVIII, 1880. Cit. nach Vöchting.

III. Dutrochet H. J., Mémoires pour servir à l'hist. anatomique etc. Vol. II. Cit. nach Wiesner, Die heliotr. Ersch. im Pflanzenreiche.

IV. Frank A. B., Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig, 1870.

V. Hofmeister W., Handb. der phys. Bot. II. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig, 1867.

VI. Krabbe G., Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. für wiss. Bot., XX, 1889.

VII. Lampa E., Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. Österr. bot. Zeitschr., 1900, Nr. 12.

VIII. Noll Fr., Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung

derselben. Arb. aus dem bot. Inst. in Würzburg. III; I. T., p. 189 bis 252; II. T., p. 315 bis 371.

IX. Oltmanns F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. »Flora«, 1892, Nr. 2.

X. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., Leipzig, 1881.[1]

XI. Rothert W., Über Heliotropismus. Cohn, Beitr. zur Biol. der Pflanzen, VII, 1894, H. 1.

XII. Sachs J., Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. des bot. Inst. in Würzburg. II, 1882; Heft 2, 1879, p. 226. Abgedruckt in »Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphys.«, II. Bd., p. 1004 bis 1064.

XIII. — Lehrbuch. III. Aufl., Lpz. 1873.

XIV. Schwendener und Krabbe, Über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abh. der Berl. Akad. der Wiss., 1892, p. 1 bis 115. Abgedruckt in »Schwendener, Gesammelte bot. Mitteilungen«. II., p. 255 bis 368. Zusatz von Schwendener p. 369 bis 373.

XV. Stahl, E. Über den Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XVI, 1883, p. 187.

XVI. Vöchting H., Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung, XLVI, 1888, Nr. 32, p. 501.

XVII. Vries H., Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetr. Pflanzenteile. Arb. des bot. Inst. zu Würzburg, 1871.

XVIII. Wiesner J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschr. der kais. Akad. der Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., I. T., 1878; II. T., 1880.

XIX. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien, Verl. A. Hölder, 1881.

XX. — Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biol. Zentralbl., XIX, 1899, Nr. 1.

XXI. — Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschr. der k. k. zool.-bot. Ges., Wien, 1876.

[1] Die neue Auflage des Handbuches, welche während der Drucklegung dieser Abhandlung erschien, konnte bedauerlicherweise nicht mehr berücksichtigt werden.

XXII. — Einige neue Tatsachen, welche zur Erklärung der spontanen Nutationen und der fixen Lichtlage der Blätter herangezogen werden können. Bot. Zeitung, 1884, XLII, p. 657.

XXIII. Wiesner J., Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Diese Sitzungsberichte, CXI, p. 733.

XXIV. — Elemente der wiss. Botanik. I. Bd.: Anat. und Physiol., IV. Aufl., 1898.

Dieser Literaturnachweis erhebt auf Vollständigkeit keinen Anspruch. So werde ich insbesondere auf die wichtigen einschlägigen Arbeiten von Czapek, Noll u. a. erst in den folgenden Untersuchungen genauer einzugehen haben.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Narcissus poëticus.* Kultiviert bei einseitiger Beleuchtung. Die Blätter zeigen deutlichen Flächenheliotropismus.

Fig. 2. *Narcissus poëticus.* Von vorn einseitig beleuchtet. Sämtliche Blätter von links nach rechts tordiert.

Fig. 3. *Agapanthus umbellatus.* Das jüngste Blatt zeigt eine deutliche Sichelkrümmung infolge von Kantenheliotropismus.

Fig. 4. *Clivia nobilis.* Sichelkrümmung infolge von Kantenheliotropismus bei Kultur in einseitig einfallendem Lichte. Die Blätter sind überdies soweit gedreht, daß sie ihre Oberseite zenithwärts richten.

Tafel II.

Fig. 5. *Hyacinthus orientalis* im diffusen Lichte kultiviert.

Fig. 6. » » bei Lichtabschluß kultiviert.

Fig. 7. *Amaryllis vittata* bei Lichtabschluß kultiviert.

Fig. 8. » » im diffusen Lichte ruhend aufgestellt.

Fig. 9. » » in allseits gleichem Lichte bei Ausschluß von Oberlicht kultiviert.

Tafel III.

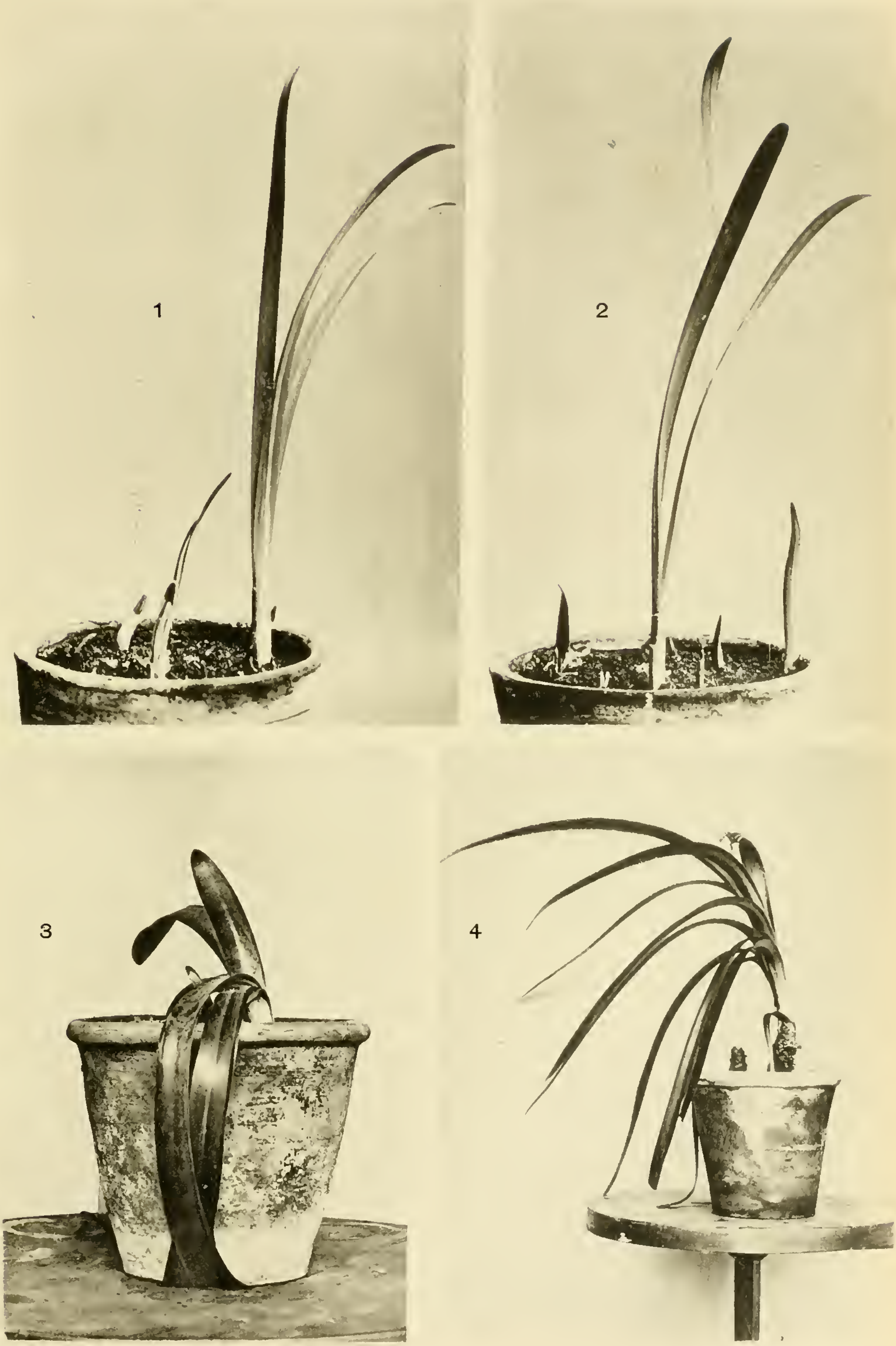
Fig. 10. *Hyacinthus candicans.* Kultiviert in allseits gleichem Lichte bei Aufhebung der Schwerkraftswirkung.

Fig. 11. *Hyacinthus candicans,* dem Lichte und der Gravitationswirkung ausgesetzt.

Fig. 12. *Hyacinthus candicans.* Bei Lichtabschluß kultiviert.

Fig. 13. *Amaryllis vittata.* Horizontal im Lichte aufgestellt, das Zusammenwirken von Photonastie und negativem Geotropismus zeigend.[1]

[1] Die Blattränder sind teilweise mit Stanniol bedeckt, da die Pflanze noch zu einem anderen Versuche verwendet wurde. Das Bild der Krümmung war auch bei den nicht mit Stanniol bedeckten Pflanzen das gleiche.



Aut. phot. Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.





Aut. phot. Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.





Aut. phot. Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.